ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 86

12

ДЕКАБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2001

ТОМ 86 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2001, № 12

УДК 581.543.6

© М. Г. Николаева

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОКОЯ И ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН (ИТОГИ ИССЛЕДОВАНИЙ ЗА ИСТЕКШЕЕ СТОЛЕТИЕ)

M. G. NIKOLAEVA. ECOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL ASPECTS OF SEED DORMANCY AND GERMINATION (REVIEW OF INVESTIGATIONS FOR THE LAST CENTURY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
факс (812) 234-45-12
Поступила 18.05.2001

Подведены основные итоги изучения в XX в. эколого-физиологических особенностей явления покоя семян и условий их прорастания. Разработана классификация типов покоя семян. Значительные результаты достигнуты в изучении типов физиологического покоя (ФП) и особенно неглубокого физиологического покоя (НФП). Показано, что ФП семян разной глубины обусловлен действием двойного, или физиологического, механизма торможения прорастания (ФМТ). Установлено, что нарушение НФП семян у одних видов происходит под влиянием холода, а у других для этого необходима повышенная температура (≤15 °С). Выдвинуто представление о существовании годичных циклов смены состояния НФП семян (покой↔нет покоя), которые определяются жизненным циклом материнских растений. Рассмотрены условия нарушения морфофизиологического покоя семян. Показано, что как прорастание семян, так и возможность предварительного доразвития их зародыша находятся под контролем ФМТ разной силы. В результате исследований пересмотрены формулы типов покоя семян.

Ключевые слова: типы покоя семян, экология прорастания, годичные циклы покоя, филогения, эволюция покоя.

Семена являются важнейшим, а зачастую единственным средством размножения и расселения растений. Благодаря этому они обеспечивают сохранение на Земле растительности, а продуцируемые ими растения широко используются человеком. Естественно, что изучению различных аспектов прорастания семян посвящена огромная литература. При этом большое внимание уделяется их удивительному свойству находиться в состоянии покоя.

Затрудненное прорастание или его отсутствие при обычных благоприятных условиях связано либо с особенностями самих семян (органический покой), либо с неподходящими для них внешними условиями (вынужденный покой). Способность семян находиться в состоянии покоя препятствует преждевременному появлению всходов, с одной стороны, а с другой — способствует образованию запасов семян в почве, обеспечивая сохранение растительного генофонда. Вместе с этим затрудненное прорастание семян многих хозяйственно важных растений создает большие трудности. Отсюда ясна исключительная важность изучения условий прорастания семян и в первую очередь явления покоя.

За истекшее столетие и особенно в последние десятилетия в литературе появилось огромное количество работ, посвященных изучению различных сторон затрудненного прорастания семян. Задача настоящей статьи — дать представление о путях развития исследований органического покоя семян, особенно так называемого физиологического покоя, широко распространенного в природе. При этом мы считаем необходимым остановиться, во-первых, на результатах изучения природы различных типов физиологического покоя, а во-вторых, привлечь внимание исследователей к экологическому значению этого явления, что, к сожалению, до последнего времени недостаточно осознано.

Покой семян и классификация типов покоя

По мере накопления сведений становилось все более ясно, что причины затрудненного прорастания семян весьма различны, а соответственно различны и условия его преодоления. Естественно, возникла необходимость разобраться в этих причинах.

Одна из первых попыток классифицировать наблюдаемое разнообразие явления покоя была сделана В. Крокером 1916 г. (Крокер, 1950). Он выделил 7 типов покоя семян в зависимости от вызывающих его причин: 1) недоразвитость зародыша; 2) непроницаемость кожуры для воды; 3) механическое сопротивление покровов; 4) низкая газопроницаемость покровов; 5) покой самого зародыша, связанный с существованием метаболического блока; 6) комбинированный покой; 7) вторичный покой. Впервые Крокером было выдвинуто представление о типах покоя семян. Выделение названных типов, вполне обоснованное для уровня знаний того времени, явилось важным стимулом для развертывания работ в этом направлении.

Следующую, более подробную классификацию предложила М. Г. Николаева (1967). Эта классификация создавалась на базе появившегося к этому времени большого фактического материала и исследований самого автора. Выделение типов органического покоя было основано на другом принципе, а именно на связи причин покоя и условий его преодоления. Использованный Николаевой принцип позволял разобраться в многообразии проявлений покоя и более аргументированно подойти к выделению отдельных типов. Это, в свою очередь, облегчало разработку способов хранения и проращивания покоящихся семян.

В классификации Николаевой впервые отдельные типы покоя получили названия и буквенные, а в ряде случаев и цифровые обозначения. Эти обозначения, своего рода формулы, в дальнейшем получили развитие и облегчили понимание взаимосвязей различных типов покоя. В классификации были выделены 3 группы типов покоя: экзогенный, эндогенный и комбинированный. 1-я группа связана со свойствами внешних покровов зародыша (околоплодника и/или семенной кожуры); покой преодолевается под влиянием различных физических воздействий. В эту группу входят типы физического ($А_ф$), химического ($А_х$) и механического ($А_м$) покоя.

Ко 2-й группе — эндогенный покой — относятся морфологический покой (Б), причиной которого является недоразвитость зародыша (он обычно преодолевается в условиях теплой стратификации), и ряд типов физиологического покоя, которые связаны с особым физиологическим состоянием зародыша и различаются по глубине. Наряду с типами глубокого ($В_3$) и промежуточного ($В_2$) покоя к физиологическому типу покоя мною был отнесен и неглубокий покой ($В_1$), который обычно связывали с пониженной газопроницаемостью покровов, полагая, что сам зародыш не находится в покое. Выявление физиологической природы неглубокого покоя семян, широко распространенного в природе, имело принципиальное значение для понимания его роли и значения в жизни растений. К типам физиологического покоя были также отнесены случаи, когда собственно физиологический покой семян сочетался с недоразвитостью зародыша, а также с эпикотильным и двойным покоем. В дальнейшем Николаева[1] (Nikolaeva, 1977) выделила все эти случаи в особый ряд типов морфофизиологического покоя. В группу комбинированного покоя вошли типы покоя, вызванные сочетанием случаев торможения прорастания, относящихся к группам как экзогенного, так и эндогенного характера.

---

[1] В 1982 г. книга переведена на русский язык. Однако в дальнейшем в ссылках на Николаеву (1977) имеется в виду английский вариант.

Важный вклад в разработку проблемы покоя семян сделали C. C. Baskin, J. M. Baskin (1998).[2] Взяв за основу классификацию Николаевой (1977), Baskin, Baskin подвергли ее критическому анализу и детализации. В частности, они резонно посчитали недостаточно аргументированным выделение типов химического и механического покоя. Наряду с этим ими были существенно расширены представления о природе физиологического и морфофизиологического покоя семян.

Физиологический покой

Как уже упоминалось, типы физиологического покоя семян, согласно представлениям М. Г. Николаевой (1967, 1977) и Baskin, Baskin (1998), различаются по глубине. В качестве показателей глубины покоя были использованы длительность холодной стратификации, а также реакция семян на сухое хранение и обработку ГК (обычно $ГК_3$). Наиболее отчетливо особенности физиологического покоя проявляются у типов глубокого и промежуточного по глубине покоя.

Семена с глубоким покоем B_3 (например, виды *Malus, Sorbus,* некоторые виды *Acer* и ряд других) нуждаются в длительной стратификации (в течение 1.5—3 и более мес. при 0—3 °С). Ни $ГК_3$, ни сухое хранение не заменяют необходимость пребывания семян при пониженной температуре, а их зародыши, освобожденные от покровов, не способны к нормальному росту. Однако и у семян с глубоким покоем обработка $ГК_3$ расширяет диапазон температуры, при которой они выходят из покоя, до 5—6, а иногда и до 10 °С (*Impatiens parviflora*), а также стимулирует рост изолированных зародышей.

Семена с промежуточным по глубине покоем B_2 (например, *Fraxinus lanceolata, Acer negundo* и некоторые другие) выходят из покоя под действием менее длительной холодной стратификации (≈1—1.5 мес.). У некоторых видов (*Polygonum convolvulus, Stachys alpina*) обработка $ГК_3$ заменяет стратификацию. Зародыши из семян с промежуточным покоем обычно успешно растут и образуют нормальные проростки. Нарушение неглубокого покоя происходит под влиянием как кратковременной холодной стратификации, так и ряда других факторов: сухого хранения, обработки ГК и некоторыми другими стимуляторами.

Анализ условий прорастания семян, находящихся в глубоком и промежуточном покое, позволил Николаевой (1967, 1977) сформулировать представление о том, что физиологический покой вызывается сочетанием особого состояния зародыша и пониженной газопроницаемости покровов, т. е. действием двойного, или так называемого физиологического, механизма торможения прорастания (ФМТ) разной силы. Не вызывает сомнения, что глубокий покой вызывается действием сильного ФМТ, а промежуточный — среднего по силе ФМТ. Соответственно предполагается, что и неглубокий физиологический покой (B_1) семян большинства видов также связан с действием ФМТ. Важно отметить, что состояние физиологического покоя разной глубины — явление обратимое. При определенных условиях в семенах возникает состояние индуцированного, или вторичного, покоя, аналогичного физиологическому покою (Николаева, 1982; Николаева и др., 1999).

Весьма существенным явилось утверждение Baskin, Baskin (1998) о том, что у ряда видов семена не способны выйти из неглубокого физиологического покоя под влиянием холодной стратификации. Для нарушения их покоя необходимо действие повышенной температуры в течение нескольких недель или даже месяцев. Так, например, семена *Echinochloa turnerana, Draba verna, Holosteum umbellatum,* виды *Lamium* выходили из покоя наиболее успешно при 28 ° или 35/20 °С.

В связи с этими данными возник вопрос о существовании разных подтипов неглубокого физиологического покоя (табл. 1).

---

[2] См. рецензию Николаевой в «Ботаническом журнале». 2000. Т. 85. № 11. С. 157—159.

ТАБЛИЦА 1

Типы и подтипы физиологического покоя (ФП) (Николаева, 1977; Baskin, Baskin, 1998)

Названия типов и подтипов ФП	Формула	Условия		Примеры
		нарушения покоя	индукция покоя	
Неглубокий ФП				
подтип а	$B_{1а}$	Краткая х. с. ГК + сух. хр. +	Повышенная $t°$	*Impatiens balsamina*, виды *Betula*
подтип б	$B_{1б}$	Т. с. ГК + сух. хр. ?	Низкая $t°$	*Arabidopsis thaliana*
Промежуточный ФП	B_2	Более длительная х. с. ГК ± сух. хр. ±	Повышенная $t°$	*Fraxinus lanceolata*
Глубокий ФП	B_3	Длительная х. с. ГК −, ± сух. хр.	То же	*Impatiens parviflora*

Примечание. х. с. — холодная стратификация, т. с. — теплая стратификация; сух. хр. — реакция на ГК и сухое хранение: + — положительная, ± — слабая, − — отсутствует; $t°$ — температура.

О природе неглубокого физиологического покоя (НФП)

Представление о том, что глубокий и промежуточный физиологический покой связан с действием двойного механизма торможения (ФМТ), хорошо обосновано. Но участие этого механизма в неглубоком покое, снятие которого также связано с действием холода ($B_{1а}$), на первый взгляд, не столь очевидно. Ввиду этого возникла необходимость рассмотреть данные об участии отдельных элементов семени в таком покое.

Не вызывает сомнения важная роль тканей, окружающих зародыш (эндосперма, семенной кожуры и других структур), в торможении прорастания. Однако причины их тормозящего действия могут быть различны: присутствие ингибиторов и/или затруднение вымывания их из зародыша, пониженная газопроницаемость покровов, наконец, просто механическое препятствие росту зародыша.

Независимо от причин, по которым покровы тормозят прорастание семян, необходима оценка степени затрудняющего влияния покровов, вернее ростовой активности зародыша, способного преодолеть это затруднение. Прямое определение тормозящего действия покровов было проведено на семенах ясеня (Finch-Savage, Glay, 1995) с помощью специального прибора для измерения механической силы — Inston 4301 (Англия). Но чаще ростовую активность зародыша, необходимую для преодоления сопротивления покровов, определяют путем проращивания в растворах осмотиков (Blumenthal et al., 1986, цит. по Baskin, Baskin, 1998).

Наряду с этим встал вопрос, как влияют факторы, способствующие нарушению покоя семян, на состояние покровов, в первую очередь эндосперма, непосредственно окружающего зародыш и поэтому представляющего собой наиболее сильное препятствие его росту. Имеющиеся наблюдения свидетельствуют, что выход семян из покоя сопровождается определенными изменениями состояния эндосперма — его размягчением вследствие лизиса тканей. Эти изменения могут возникать под влиянием факторов внешней среды, способствующих нарушению покоя семян, а также вызываться и сигналом со стороны зародыша. Они наблюдаются еще до начала роста зародыша (например, у семян сирени, салата, табака).

Размягчение эндосперма несомненно представляет собой ферментативный процесс, хотя и мало изученный. Имеются лишь отдельные сведения об активизации в эндосперме при выходе семян из покоя некоторых гидролитических ферментов (эндо-β-маннаназы, манногидролазы, α-галактозидазы и некоторых других).

Приведенные выше данные об активизации ферментов в эндосперме при выходе семян из покоя, а также другие сведения об активности ферментов в связи с выходом семян разных растений из физиологического покоя (Flemion, 1933; Янкелевич, Николаева, 1975; Беккер, Николаева, 1984; Полякова и др., 1986, и др.) приводят к убеждению, что физиологический покой семян, как глубокий, так и неглубокий, связан прежде всего с низкой активностью ферментного аппарата. Активизация его происходит под влиянием холодной стратификации.

Вопрос о природе неглубокого физиологического покоя, нарушение которого происходит при повышенной температуре ($В_{1б}$), остается пока открытым. Однако предположительно он также связан с состоянием зародыша.

Морфофизиологический покой

Характер прорастания семян с морфофизиологическим покоем (МФП) представляет собой одну из наиболее сложных и пока мало изученных проблем. К настоящему времени известно 8 типов МФП семян (табл. 2).

Обычно считалось, что нарушение морфофизиологического покоя (МФП) семян осуществляется, как правило, в 2 этапа. Сначала происходит доразвитие их зародыша обычно при нормальной, реже при пониженной температуре, а затем — нарушение физиологического покоя разной глубины. Однако анализ многочисленных литературных данных и собственные наблюдения за условиями прорастания семян, находящихся в МФП, привели Baskin, Baskin (1998) к очень важному выводу. Они установили, что не только прорастание семян, но прежде всего и возможность предварительного доразвития их зародыша находятся под контролем действия ФМТ разной силы. Иными словами, выход семян, находящихся в морфофизиологическом покое разных типов, происходит не в 2, а по меньшей мере в 3 этапа. Сначала зародыш должен выйти из состояния физиологического покоя разной глубины (в зависимости от типа МФП) и только тогда он приобретает способность к доразвитию. После завершения этого процесса сами семена могут выйти из состояния физиологического покоя также разной глубины в зависимости от вида. Соответственно этим новым представлениям возникла необходимость пересмотреть формулы разных типов МФП.

Далее будут рассмотрены данные, приведенные в монографии Baskin, Baskin (1998) и ряде недавно появившихся статей (Walck et al., 1999; Baskin et al., 2000; Hidayati et al., 2000a, b), об условиях выхода семян из состояния МФП разного типа.

Семена с простым неглубоким МФП (по классификации Николаевой, 1977 ($Б—В_1$)) свойственны *Paeonia californica*, ряду видов *Corydalis*, *Chaerophyllum* и некоторым другим растениям. На примере *Chaerophyllum tainturieri*, семена которого созревают весной, показано, что доразвитие их зародыша, а затем и прорастание не может начаться до осени, так как в течение лета в тепле (при температуре 20—35 °С) зародыш должен выйти из состояния неглубокого физиологического покоя подтипа $В_{1б}$ и, следовательно, приобрести способность доразвиваться. Но сам процесс доразвития может происходить только при достаточно высокой температуре и на свету. Вслед за завершением доразвития зародыша может начаться прорастание семян. Однако если у зародыша, вышедшего из покоя, не будет благоприятных условий для роста (например, пониженная температура осенью или отсутствие света у погруженных в почву семян), то доразвитие зародыша не сможет начаться и, следовательно, семена не смогут прорасти. В результате их зародыш вновь впадает в состояние неглубокого покоя и, следовательно, может начать доразвиваться, только если семена попадут в благоприятные для этого условия температуры и света. У таких семян зародыш сможет выйти из покоя только в течение следующего лета, а его доразвитие произойдет соответственно в следующую осень, если температура и свет не будут лимитированы. Гиббереллины (ГБ) стимулируют прорастание семян с МФП этого типа. Таким образом, тип простого неглубокого морфофизиологического покоя правильнее выражает формула $В_{1б}Б—В_{1б}$.

ТАБЛИЦА 2

Типы морфологического покоя (МФП), условия доразвития зародыша и прорастания семян (Николаева, 1977; Baskin, Baskin, 1998)

Названия типов МФП	Формула типов МФП (по Николаевой)		Условия стратификации для		Действия $ГК_3$
	1977	2001	доразвития зародыша	прорастания семян	
Простой					
неглубокий	$Б—В_1$	$В_{1б}Б—В_{1б}$	Т	Т	+
промежуточный	$Б—В_2$	$В_{1б}Б—В_2$	Т	Т + Х	+
глубокий	$Б—В_3$	$В_{1б}Б—В_3$	Т	Т + Х	+*
глубокий (эпикотильный)	$Б—В_3^э$	$В_{1б}Б$(корень)—$В_3$(эпикотиль)	Т	Т + Х	
глубокий (двойной)	$Б—В_3^д$	$В_3Б$(корень)—$В_3$(эпикотиль)	Х	Х + Т + Х	
Сложный					
неглубокий	$БВ—В_1$	$В_{1а,\ 1б}Б—В_{1а}$	Т + Х	Т + Х	+*
промежуточный	$БВ—В_2$	$В_2Б—В_2$	Х	Х	+
глубокий	$БВ—В_3$	$В_3Б—В_3$	Х	Х	—

Примечание. Стратификация: Т — теплая, Х — холодная; действие ГК: + — есть, — — нет; * — ГК заменяет Т, но не Х.

Иные условия необходимы для прорастания семян, находящихся в простом, но глубоком МФП ($Б—В_3$). Условия прорастания таких семян наиболее подробно исследованы у *Jeffersonia daphylla*. У них предположительно действуют 2 разных по силе физиологических механизма. Зародыш находится под контролем НФП $В_{1б}$, и пока в течение лета в тепле (при температуре около 30 °С) он не выйдет из такого покоя, не может начаться его доразвитие. Само доразвитие происходит осенью (X—XII) при более низкой температуре (15, 20 °С). Однако для того чтобы семена после этого приобрели способность прорастать, они должны подвергнуться длительной холодной (около 5 °С) стратификации, во время которой они выходят из глубокого физиологического покоя. $ГК_3$ может стимулировать выход семян (вернее, их зародышей) из неглубокого покоя, заменяя теплую стратификацию, но она не заменяет необходимость холодной и не стимулирует прорастание семян. Таким образом, правильной формулой такого типа будет $В_{1б}Б—В_3$. К этому же типу МФП Baskin, Baskin (1998) относят, ссылаясь на литературные данные, покой семян видов *Panax* и ряда видов *Fraxinus* (*F. excelsior, F. nigra, F. mandshurica*), а по данным Hidayati et al. (2000b), также и американских видов *Sambucus*.

Анализ имеющихся литературных данных (Barton, 1944) и многочисленные собственные наблюдения привели Baskin, Baskin (1998) к выводу, что у семян, находящихся в эпикотильном покое, под контролем ФМТ находятся не только эпикотиль (как считалось раньше), но и корень, т. е. прорастание семян контролируют 2 разных по силе физиологических механизма. У таких семян, посеянных в начале августа, корешок появляется только в ноябре, т. е. после довольно длительного теплого периода (2 и более недель). Следовательно, он находится в НФП $В_{1б}$. Между тем эпикотиль трогается в рост только следующей весной после холодной стратификации зимой в течение не менее 4 недель. Покой эпикотиля обычно бывает глубоким, например: у семян *Hydrophyllum macrophyllum* формула такого типа покоя должна быть $В_{1б}Б$(корень)—$В_3$(эпикотиль). Однако имеются данные, что покой эпикотиля может быть промежуточным и даже неглубоким, о чем свидетельствует реакция семян на обработку $ГК_3$ (например, у *Paeonia suffruticosa, Viburnum trilobum*).

Для нарушения покоя семян, находящихся в простом глубоком двойном МФП (некоторые виды *Polygonatum, Trillium, Convallaria majalis*), необходимы 2 периода холодной стратификации. В течение первого снимается состояние глубокого физиологического покоя корня, и весной он начинает расти, т. е. семена прорастают. Но у эпикотиля состояние тоже глубокого физиологического покоя снимается в течение следующей зимы и только после того, как корневая система проростка достигнет за лето достаточного развития. Таким образом, его формула должна быть не Б—$В_3^д$, а $В_3$Б(корень)—$В_3$(эпикотиль).

Еще менее изучены условия нарушения типов сложного МФП семян. Для нарушения сложного неглубокого МФП (БВ—$В_1$), например у семян *Osmorhyza longistylis*, необходимо сочетание теплой (30/15 °С) стратификации в течение не менее 12 недель, а затем действие холода (5 °С). В этих условиях начинает расти зародыш. После 14 недель пребывания на холоде прорастает 70—80% семян. Необходимость как теплой, так и холодной стратификации и возможность заменить первую обработкой ГК указывают, что рост зародыша находится под контролем НФП $В_{1б}$ (вероятно, в сочетании с $В_{1а}$), т. е. его формула должна быть $В_{1а,1б}$Б—$В_{1а}$.

Семена, находящиеся в сложном промежуточном (виды *Trollius*, а также европейский вид *Sambucus racemosa*) и глубоком МФП (виды *Frasera, Fritillaria, Tulipa, Heracleum sphondylium, Anthriscus sylvestris* и др.), выходят из покоя только под влиянием холода. Если в случае промежуточного покоя холодную стратификацию еще можно заменить обработкой ГК, то на глубокопокоящиеся семена такая обработка не действует. Таким образом, у семян с покоем этих типов как доразвитие зародыша, так и прорастание контролируются действием среднего или сильного физиологического механизма, т. е. $В_2$Б—$В_2$ или $В_3$Б—$В_3$.

Роль фитогормонов в покое и прорастании семян

Большую роль в явлении физиологического и морфофизиологического покоя играют фитогормоны. По мере обнаружения и идентификации ныне известных фитогормонов активизировалось и исследование их роли в покое и прорастании семян. Наибольшее распространение получило представление (широко бытующее и в настоящее время), что покой семян связан с присутствием ингибиторов и в первую очередь АБК, а прорастание стимулируется действием ГБ и цитокининов (ЦК) (Wareing, 1965; Kan, 1982; Bewley, Black, 1944, и мн. др.). При этом, однако, далеко не всегда учитываются физиологические особенности семян, являющиеся объектом исследования, и, в частности, тип их покоя. Кроме того, следует заметить, что большинство авторов обычно опираются на факты, подкрепляющие их точку зрения, опуская данные, ей противоречащие.

Между тем некоторые данные, появляющиеся в литературе, и исследования, проводившиеся начиная с 1950-х гг. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, привели меня к необходимости во многом пересмотреть существующие представления о роли и значении отдельных фитогормонов в прорастании семян, особенно семян, покой которых связан с действием ФМТ. Так, прежде всего сомнение вызывает то исключительное значение, которое придается АБК. Ряд фактов свидетельствует, что нет основания рассматривать АБК как гормон, ответственный за физиологический покой семян (Walton, 1980—1981; Николаева, 1993). С другой стороны, выявилась важная роль ИУК как ингибитора прорастания. ИУК была обнаружена в больших количествах в набухших семенах многих видов, которым свойствен органический покой, а также и в легко прорастающих, но находящихся в вынужденном покое (см. обзоры Николаевой, 1982; Николаевой и др., 1999). Этот гормон, извлеченный из покоящихся семян, как и раствор синтетического препарата ИУК, тормозит прорастание семян разных видов, более того, вызывает ненормальный рост зародыша (Николаева и др., 1974). С выходом семян как из органического, так и вынужденного покоя содержание ИУК резко снижается. Таким образом, именно высокое содержание ИУК является тормозом прорастания семян.

Необходимо остановиться также на некоторых сторонах действия ГБ. Изучению их роли в жизни семян посвящено много работ, и необходимость этих гормонов для прорастания не вызывает сомнения. Однако особенности их участия в нарушении покоя различных типов до последнего времени оставались вне внимания исследователей. Исследования Т. В. Далецкой (1985) показали, что важно не просто присутствие ГБ, а определенный их состав, более того, возможность участия этих гормонов в прорастании зависит от состояния семян. У семян, не находящихся в покое, содержатся необходимые ГБ и есть условия создания необходимой гиббереллиновой ситуации. Между тем в семенах, покой которых обусловлен действием ФМТ, отсутствуют как необходимые ГБ, так и условия для их синтеза. У семян с неглубоким и промежуточным покоем создание этих условий вызывается простой обработкой $ГК_3$. У семян с глубоким покоем такая обработка недостаточна. Создание условий синтеза ГБ и, как следствие, появление необходимого их набора обычно происходят под влиянием холодной стратификации.

Вторым важным аспектом действия ГБ является их способность стимулировать доразвитие зародыша у семян с простым морфофизиологическим покоем, заменяя необходимость теплого этапа стратификации. У семян со сложным морфофизиологическим покоем обработка ГБ в некоторых случаях тоже стимулирует доразвитие зародыша (виды *Aralia, Trollius*), в других она не дает эффекта (*Tulipa, Fritillaria* и др.).

Менее изучена роль цитокининов. У некоторых видов, например у кленов, они, в частности кинетин, заменяют действие холода. При этом действие может быть усилено дополнительной обработкой тиомочевиной. В некоторых случаях большое значение имеет обработка кинетином совместно с ГК, например у семян женьшеня, бересклета и незрелых семян клена. Наряду с этим совместная обработка ЦК, ГК, а иногда и тиомочевиной стимулирует прорастание семян некоторых видов с глубоким покоем (*Sorbus* и др.).

Итак, из имеющихся данных следует, что неблагоприятный для прорастания состав фитогормонов свойствен не только семенам, покой которых связан с действием ФМТ, но и находящимся в вынужденном покое. Он предотвращает прорастание семян при неблагоприятных условиях.

Методические подходы к изучению экологии семян. Экология прорастания семян с неглубоким физиологическим и морфофизиологическим покоем

Изучение поведения семян в различных условиях местообитания представляет чрезвычайно сложную теоретическую и практическую задачу. Естественно, она привлекает большое внимание исследователей, хотя они пытаются решать ее по-разному. В подавляющем большинстве работ наблюдения за состоянием семян в природе не сопровождаются необходимым контролем условий их обитания и зачастую носят эпизодический характер. Наряду с этим нередко изучение прорастания семян из различных местообитаний проводится в лабораторных, хотя и контролируемых в той или иной мере, но большей частью произвольно выбранных условиях. Наконец, далеко не всегда учитывается жизненный цикл материнских растений и их состояние. Все эти обстоятельства значительно снижают эффективность проводимых исследований.

Существенной и весьма важной особенностью исследований Baskin, Baskin (1998) является проведение их на основе разработанных данными авторами методических подходов к изучению экологии прорастания семян. Эти подходы заключаются в сочетании наблюдений в природе, опытов проращивания семян в условиях, близких к природным (обычно в неотапливаемой оранжерее, но с обязательным контролем условий прорастания, особенно температуры), и лабораторных опытов в строго контролируемых условиях различной постоянной и переменной в течение суток температуры, а в ряде случаев и световых условий. Второй большой заслугой авторов является изучение характера прорастания семян растений с разным жизненным циклом. Наконец, наблюдения этих авторов обычно проводятся в течение всего года, а нередко и ряда лет. Такие методические подходы открывают широкие возможности для понимания характера изменения состояния семян разных видов, происходящих в природных условиях, в том числе и в почвенных банках.

С этих позиций авторы анализируют экологию прорастания семян с разными типами покоя. Прежде всего интересны результаты рассмотрения неглубокого физиологического покоя, который представляет собой весьма лабильное и, следовательно, легко обратимое состояние. Семена могут находиться либо в настоящем покое (П), когда они вообще не способны прорастать при обычных благоприятных условиях, либо в условном («относительном», по Vegis, 1964) покое (УП), т. е. у них сохраняется способность прорастать только в суженном диапазоне температур. Как уже указывалось, под влиянием соответствующих условий семена легко выходят из состояния покоя (обозначим их как непокоящиеся — НП), а при ухудшении внешних условий также легко вновь впадают в состояние настоящего или условного покоя.

Систематические наблюдения позволили Baskin, Baskin (1998) выявить, что у семян многих видов, которым свойствен неглубокий физиологический покой, наблюдаются годичные циклы смены состояний, в большей мере отражающие смену температуры окружающей среды: П↔НП, УП↔НП. Эти циклы семена могут проходить многократно до тех пор, пока не попадут в условия, благоприятные для прорастания. Характер годичного цикла семян в природе, погруженных в почву, в значительной мере зависит от жизненного цикла материнских растений, в частности от времени созревания семян и диссеминации.

Так, у летних однолетников (например, у *Ambrosia artemisiifolia*) семена созревают осенью. Из неглубокого физиологического покоя они выходят в течение зимы, т. е. под действием низкой температуры, и прорастают весной или/и летом (табл. 1, подтип $B_{1а}$).

У зимних видов, особенно облигатных (например, у *Arabidopsis thaliana*), семена обычно созревают весной или в начале лета и находятся в это время в состоянии НФП настоящего или условного покоя. Под влиянием летней высокой температуры (25/15, 35/15, 35/20 °С) и на свету они выходят из покоя и успешно прорастают. Более низкая температура (5, 15/6 °С) препятствует выходу семян из настоящего покоя. Условно покоящиеся семена теоретически могли бы прорастать и при относительно низкой температуре (5—15 или 15/6, 20/10 °С), но в летний период в местообитаниях этих видов таких температур практически не бывает. Семена, вышедшие из покоя под влиянием летнего тепла, сохраняют способность прорастать и осенью, если этому не препятствуют внешние условия (свет или дефицит влаги). Но с наступлением зимы под влиянием низкой температуры непроросшие (например, погруженные) семена вновь впадают в состояние покоя (подтип покоя $B_{1б}$). Годичный цикл П↔НП наблюдается и у мутантов, дефицитных по ГБ, т. е. синтез ГБ не играет роли в выходе семян из покоя. У факультативных зимних однолетников (например, *Lamium amplexicaule*) большая часть семян имеет такой же годичный цикл, как и семена облигатных зимних видов. Но часть семян при достаточно высокой температуре сохраняет способность прорастать в течение всего года.

У некоторых видов из числа как летних, так и зимних однолетников образуются непокоящиеся семена, которые затем входят в состояние УП. У летних однолетников развитие УП наблюдается осенью, а у зимних — весной. После выхода из УП семена или гибнут, или прорастают. Упомянуты также виды (например, *Potentilla erecta, Hottonia inflata*), семена которых созревают весной или в начале лета и находятся в состоянии НФП, настоящего или условного. Они выходят из покоя летом и остаются в этом состоянии независимо от погодных условий. Baskin, Baskin (1998) подчеркивают, что, хотя главным фактором, определяющим характер циклических изменений состояния семян, является температура, большую роль играют также световые условия. Весьма важно, чтобы температурные условия нарушения покоя сочетались с остальными благоприятными факторами внешней среды. Циклы смены состояния семян иногда наблюдаются и у многолетних растений с соответствующими жизненными циклами.

Характер смены состояния семян у растений с разными жизненными циклами приводит к мысли, что природа неглубокого физиологического покоя семян летних и зимних однолетников различна. Выход из покоя первых связан с действием низкой температуры, а повышение ее вызывает индукцию покоя. Напротив, у зимних однолетников покой семян иного типа. Он нарушается под влиянием тепла, а низкая температура вызывает индукцию покоя.

Важно отметить, что условия прорастания семян, которым свойствен морфофизиологический покой, также зависят от цикла материнских растений. Если семена, находящиеся в простом неглубоком покое, созревают весной (например, виды *Corydalis*), то доразвитие зародыша возможно только после теплой стратификации. Между тем у *Thalictrum mirabile,* семена которого созревают осенью, устранение физиологического покоя зародыша происходит не в тепле, а на холоде и притом даже не при 5, а при 1 °С (Walck et al., 1999). После холодной стратификации в течение не менее 1 мес. зародыш приобретает способность доразвиваться, а семена — прорастать, но уже в тепле (при 15 °С). ГК$_3$ стимулирует прорастание семян не только в первом случае, заменяя тепло, но и у семян *Thalictrum,* т. е. заменяя холод. Опыт показывает, что погруженные в почву семена с этими типами покоя могут многократно выходить и входить в состояние такого покоя, но не прорастут, пока не произойдет доразвитие их зародыша.

Особенности покоя семян в зависимости от филогенетического положения растений и условий их произрастания

Исследованию зависимости свойств семян от систематического положения растений разными авторами уделялось большое внимание. Первую серьезную попытку в этом направлении сделал И. В. Грушвицкий (1961). Анализ, проведенный им в соответствии с системой А. Л. Тахтаджяна (1959), показал, что семена с недоразвитым зародышем характерны прежде всего для примитивных групп растений, хотя наблюдаются и у ряда продвинутых таксонов.

Значительно позднее исследование свойств семян в зависимости от систематического положения растений провели Baskin, Baskin (1998) (используя систему Тахтаджяна (Takhtajan, 1980)). Почти одновременно зависимость физиологических особенностей семян от систематического положения растений крупных таксонов исследовала Николаева (1999) в соответствии с системой Тахтаджяна (1986, 1987). Проведенный анализ выявил, что эволюция свойств семян как у покрытосеменных, так и голосеменных растений происходит во многом параллельно. В частности, явление недоразвития зародыша, как это раньше показал Грушвицкий, характерно для примитивных таксонов обоих классов (например, подклассов *Magnoliidae, Ranunculidae, Arecidae*) и сем. *Ginkgoaceae*, но наблюдается также и у отдельных групп растений в некоторых филах продвинутых таксонов. Покой, связанный с действием ФМТ, наблюдается как у покрытосеменных, так и голосеменных независимо от их положения в системе. Однако у эволюционно наиболее продвинутых семейств (*Asteraceae, Poaceae*), а также *Pinaceae* и некоторых других физиологический покой семян большей частью или отсутствует, или он неглубокий.

Наряду с этим возникает вопрос о времени возникновения и эволюции покоя семян в зависимости от условий произрастания растений. Особый интерес представляет проведенный Baskin, Baskin (1998) анализ путей возникновения и эволюции типов физиологического покоя в зависимости от характера климата и его изменений в биогеографических регионах. Результаты этого анализа приведены нами в табл. 3. Из нее следует, что в регионах с умеренным климатом в результате похолодания формировалась флора, большинству растений которой свойственны

ТАБЛИЦА 3

Предполагаемые биогеографические связи физиологического покоя (ФП) (по Baskin, Baskin, 1998, по схеме 2)

Биогеографические регионы		Типы ФП и подтипы НФП (№)		Условия	
название	характеристика	название	формула (см. табл. 1)	нарушения покоя	прорастания
Умеренный	Лето — теплое, влажное Зима — холодная, влажная	Глубокий ФП	B_3	Х	$t°$ низкая, ГК−, ±
Умеренный	То же	Промежуточный ФП	B_2	Х	$t°$ низкая, ГК ±, +
Умеренный	» »	Неглубокий ФП, № 1	$B_{1а}$	Х	Широкий диапазон $t°$, ГК+
Маторрал	Лето — жаркое, сухое Зима — холодная, влажная	То же, № 2	$B_{1б}$	Т	То же, ГК+
С меняющимся климатом	Колебания климата	» », № 3	$B_{1б}$	?	Широкий диапазон $t°$
Тропические саванны	Сезон — теплый, дождливый; сезон — теплый, сухой	» », № 4	$B_{1б}$	Т	То же
Теплые пустыни	Лето — жаркое, сухое Зима — с холодным и влажным периодами	» », № 5	$B_{1б}$	Т	$t°$ высокая

Примечание. ГК — гиббереллины (реакция «+» — есть, «±» — слабая, «—» — нет); $t°$ — температура; Х — холод, Т — тепло; маторрал — регион с жестколистной растительностью.

разные по глубине типы физиологического покоя семян. Из такого покоя семена выходят под влиянием холодной стратификации, а прорастают в случаях глубокого и промежуточного покоя при пониженной температуре; семена же с неглубоким покоем прорастают в широком диапазоне температур, но лучше тоже при более низкой температуре (типы физиологического покоя $B_{1а}$, B_2, B_3). Между тем в более жарких областях (теплые пустыни, маторрал, тропические саванны) возникли виды с семенами, находящимися в неглубоком физиологическом покое подтипа $B_{1б}$. Нарушение его происходит при высокой температуре, а температурные условия, благоприятствующие прорастанию, зависят от влажных периодов: в пустынях и маторрале — в течение влажных зим при низких температурах или в широком диапазоне температур, а в тропических саваннах — в сезоны дождей. Проведенное Baskin, Baskin (1998) выделение 5 разных подтипов неглубокого физиологического покоя (табл. 3, № 1—5) свидетельствует о большой лабильности такого покоя. Обоснованность такого «дробления» является предметом специального обсуждения.

Условия обитания растений существенно влияют и на особенности прорастания семян, находящихся в морфофизиологическом покое. В частности, тот факт, что семена с недоразвитым зародышем таких тропических растений, как *Zamia, Annona crassiflora*, прорастают только после многомесячной теплой стратификации, дал основание Baskin, Baskin (1998) предполагать, что они находятся в простом неглубоком МФП: сначала выходит из НФП зародыш, затем происходит его доразвитие и семена прорастают.

Наряду с этим появляются данные, позволяющие проследить влияние современных условий обитания растений на свойства их семян. Так, Николаева (1999) исследовала зависимость видов *Pinus* и *Fraxinus* от условий обитания растений. Анализ показал, что покой семян большинства видов *Pinus*, произрастающих в условиях относительно мягкого климата, неглубокий, в отличие от видов, характерных для регионов с суровыми условиями существования. Более того, было установлено, что и у одного вида свойства семян меняются в зависимости от условий существования. В частности, это показано на *Fraxinus excelsior* (Николаева, Воробьева, 1978). У семян этого вида величина зародыша уменьшается, а глубина покоя увеличивается по мере продвижения растений с юга на север.

Основные итоги. Значение физиологического покоя

Прежде всего важно отметить, что определенные успехи достигнуты в совершенствовании классификации типов покоя семян. Значительные результаты получены в изучении физиологического покоя. Так, убедительно показано, что физиологический покой обусловлен двойным или физиологическим механизмом торможения (ФМТ): пониженной активностью зародыша и тормозящим влиянием покровов. Не вызывает сомнения, что важнейшим условием нарушения физиологического покоя семян многих растений является холодная стратификация. В зависимости от ее длительности различают 3 типа физиологического покоя: глубокий, промежуточный, неглубокий, хотя резкой границы между этими типами нет.

Значительные успехи достигнуты в изучении неглубокого физиологического покоя. Анализ ряда литературных данных и многочисленные собственные исследования позволили Baskin, Baskin (1998) выдвинуть принципиально новый взгляд на природу НФП. Эти авторы показали, что у одних видов нарушение покоя семян происходит на холоде, у многих других, также находящихся в НФП, для этого необходима повышенная температура (15 °С). Более того, холод у таких семян индуцирует состояние покоя.

Представления о различной природе физиологического покоя привели Baskin, Baskin (1998) к ряду важнейших выводов. Во-первых, они показали, что растения, семена которых находятся в физиологическом покое, связанном с необходимостью действия холода, являются обитателями умеренной зоны с холодными зимами. Между тем растения, семенам которых для нарушения покоя необходима повышенная температура, произрастают как в умеренной, так и тропической и субтропической зонах. Во-вторых, они выявили, что в природе, в частности в почвенных банках, у семян существуют годичные циклы смен состояния НФП (П↔НП), отражающие сезонные смены температуры окружающей среды. Особенности этих циклов в большей или меньшей степени зависят от жизненного цикла материнских растений. В-третьих, достаточно убедительным является представление Baskin, Baskin (1998), что у семян с морфофизиологическим покоем не только прорастание, но и способность зародыша к доразвитию также находится под контролем ФМТ. Из этого следует, что данный механизм контролирует не только прорастание, но и процесс доразвития семян.

Таким образом, проведенные в XX в. исследования покоя семян позволили значительно расширить наши представления об этой сложной проблеме. Кроме научного значения полученные новые представления являются важной базой для разработки практических рекомендаций по хранению и проращиванию семян.

В настоящее время весьма важно всемерное расширение исследований экологических аспектов прорастания семян, особенно растений России и сопредельных стран, в зависимости не только от условий существования, но и от жизненных форм растений. Наряду с этим необходимо углубленное изучение физиолого-биохимической природы ФМТ, особенно явления пониженной активности зародышей покоящихся семян и роли температуры в ее усилении, притом температуры не только низкой, но и повышенной. Это особенно актуально для понимания природы разных подтипов неглубокого физиологического покоя.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беккер А. М., Николаева М. Г. Изменение липолитической активности семян яблони в процессе стратификации // Физиол. и биохим. культур. раст. 1984. Т. 16. С. 523—528.

Грушвицкий И. В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений // 14-е Комаровское чтение. М.; Л., 1961. 46 с.

Далецкая Т. В. Гормональная регуляция покоя и прорастания семян // Фитогормональная регуляция роста и развития растений. Киев, 1985. С. 80—92.

Кан А. А. Покой семян: смена концепций и теорий // Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М., 1982. С. 47—71.

Крокер В. Рост растений. М., 1950. 359 с.

Николаева М. Г. Физиология глубокого покоя семян. Л., 1967. 206 с.

Николаева М. Г. Покой семян и факторы, его контролирующие // Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М., 1982. С. 72—96.

Николаева М. Г. Участвует ли абсцизовая кислота в регуляции процессов формирования и покоя семян? // Онтогенез. 1993. Т. 24. № 6. С. 83—91.

Николаева М. Г. Особенности прорастания семян в зависимости от филогенетического положения растений и эколого-географических условий их обитания // Физиол. раст. 1999. Т. 46. № 3. С. 432—437.

Николаева М. Г., Воробьева Н. С. Биология семян ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) различного географического происхождения // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1155—1167.

Николаева М. Г., Лодкина М. М., Ляшук А. И. К вопросу о природе физиологической карликовости зародышей покоящихся семян // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 1. С. 14—23.

Николаева М. Г., Лянгузова И. В., Поздова Л. М. Биология семян. СПб., 1999. 232 с.

Полякова Е. Н., Николаева М. Г., Далецкая Т. В. Активность кислой фосфатазы при нарушении и индукции покоя в семенах клена татарского // Физиол. раст. 1'986. Т. 33. № 6. С. 1130—1137.

Тахтаджян А. Л. (Takhtajan A. The evolution of Angiospermen). Jena, 1959.

Тахтаджян А. Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 135—142.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Янкелевич Б. Б., Николаева М. Г. Изменение активности ферментов в семенах яблони под влиянием стратификации // Физиол. раст. 1975. Т. 22. № 3. С. 633—635.

Barton L. Some seeds showing special dormancy // Contrib. Boyce Thomson Inst. 1944. Vol. 13. N 5. P. 259—271.

Baskin C. C., Baskin J. M. Seeds. Ecology, biogeography, evolution of dormancy and germination. San Diego, London, Boston, 1998. 660 p.

Baskin C. C., Milberg P., Anderson L., Baskin J. M. Deep complex morphophysiological dormancy in seeds of *Anthriscus sylvestris* (*Apiaceae*) // Flora. 2000. Vol. 195. P. 245—251.

Bewley J. D., Black M. Seeds: physiology of development and germination. Second ed. N. Y., London, 1994. 445 p.

Finch-Savage W. E., Glay H. A. The influence of embryo restraint during dormancy loss and germination of *Fraxinus excelsior* seeds // Proc. 15 Intern. Workshop Seeds: basic and applied seed biology. Dordrecht, Boston, 1995. P. 244—253.

Flemion F. Physiological and chemical studies of after-ripening of *Rhodotipos kerrioides* seeds // Contrib. Boyce Thomson Inst. 1933. Vol. 5. N 1. P. 143—159.

Hidayati S. N., Baskin J. M., Baskin C. C. Dormancy-breaking and germination requirements for seeds of *Diervilla lonicera* (*Caprifoliaceae*), a species with underdeveloped linear embryos // Can. J. Bot. 2000a. Vol. 78. P. 1199—1205.

Hidayati S. N., Baskin J. M., Baskin C. C. Morphophysiological dormancy in seeds of two North American and one Euroasian species of *Sambucus* (*Caprifoliaceae*) with underdeveloped spatulare embryos // Amer. J. Bot. 2000b. Vol. 87. N 11. P. 1669—1678.

Nikolaeva M. G. Factors controlling the seed dormancy pattern // The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination (ed. A. A. Khan). Amsterdam, N. Y., 1977. P. 51—74.

Takhtajan A. L. Outline of the classification of the flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. N 3. P. 226—359.

Vegis A. Dormancy in higher plants // Ann. Rev. Plant Physiol. 1964. Vol. 15. P. 185—224.

Walck J. L., Baskin C. C., Baskin J. M. Seeds of *Thalictrum mirabilie* (*Ranunculaceae*) require cold stratification for loss of nondeep simple morphophysiological dormancy // Can. J. Bot. 1999. Vol. 77. P. 1769—1776.

Walton D. C. Does ABA plays role in seed germination? // Israel J. Bot. 1980—1981. Vol. 29. P. 168—180.

Wareing P. F. Endogenous ingibitors of seed germination and dormancy // Handb. Pflanzenphysiol. Berlin, 1965. Bd 15/2. S. 909—922.

SUMMARY

During the last century the seed dormancy mechanisms and the classification of dormancy types were considerably elaborated. New information was obtained on the physiological dormancy (PD) and especially the nondeep dormancy (NPD). The PD type proved to be caused by a special physiological mechanism of growth inhibition (PMI). Existence of annual cycles of NPD state of buried seeds (dormant ↔ not dormant) was reported. Conditions of breaking the morphophysiological seed dormancy of different types were revealed. It was shown that not only the seed germination but also the embryo development are governed by PMI. The seed dormancy formulae were revised.

ТОМ 86 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2001, № 12

УДК 561

© Л. Ю. Буданцев, И. А. Озеров

К ИСТОРИИ ФОРМИРОВАНИЯ И РАЗВИТИЯ ФЛОРЫ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ В ПАЛЕОГЕНЕ

L. YU. BUDANTSEV, I. A. OZEROV. ON THE HISTORY OF THE FLORA FORMATION AND EVOLUTION IN THE NORTH-EASTERN ASIA DURING PALEOGENE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 16.03.2001

Рассмотрен таксономический состав хараулахской тафофлоры позднего палеоцена—раннего эоцена из местонахождений в заполярной Якутии (71° с. ш.). Определено более 30 видов вымерших растений, в том числе 2 новых рода и вида. Сравнение с другими близкими по возрасту флористическими комплексами показало наибольшее сходство с паланской раннеэоценовой и иргирнинской позднеэоценовой тафофлорами на Западной Камчатке. Более ранняя модернизация хараулахской тафофлоры предположительно объясняется разными темпами эволюции аркто-берингийской палеофлоры, более быстрыми на начальном отрезке пути ее расселения из горных областей Восточной Сибири. Приводится описание нового рода и вида *Syringophyllum emarginatum*.

Ключевые слова: палеоген, история формирования флоры, новые таксоны, Якутия.

На обширной территории от нижнего течения р. Лены (на западе) до Корякского нагорья и Камчатки (на востоке) с конца позднего мела получила развитие богатая флора умеренно теплого климатического типа. Среди растительных ландшафтов преобладали долинные леса смешанного хвойно-широколиственного состава, на некоторых этапах с большим участием вечнозеленого термофильного элемента. Изучение этой флоры значительно продвинулось в последние годы: описаны многие десятки локальных палеофлористических комплексов палеоцена и эоцена преимущественно в восточном секторе, в частности на Западной Камчатке. В составе палеофлоры выявлено более 250 видов деревьев и кустарников. В ходе изучения ее исторического развития установлены основные эволюционные этапы, завершающиеся крупными палеофлористическими сукцессиями на фоне меняющихся показателей палеоклимата. Показано значение миграционных процессов для флорогенеза. Все это создало фактическую основу для реконструкции хода и особенностей эволюции палеофлоры на северо-востоке Азии. Однако слабое знание состава и композиционного построения палеофлоры на западе сектора, в низовьях р. Лены и в Яно-Индигирском междуречье (Северная Якутия), известной с начала XX столетия, является заметным препятствием на этом пути.

В 1986—1987 гг. авторами этого сообщения был собран обильный палеоботанический материал, включающий несколько сот отпечатков растений из эоценовых отложений в устье р. Лены (Быковская протока) и в бассейне рек Кенгдей и Кунга в Северном Хараулахе (71° с. ш., 130° в. д.). Кроме того, нам были переданы коллекции растительных остатков из этого района, собранные О. В. Гриненко. В нашем распоряжении оказалось также большое число образцов, хранившихся ранее в Научно-исследовательском институте геологии Арктики (НИИГА, Ленинград). С. А. Лаухин (Москва) любезно передал нам представительную коллекцию остатков растений с оз. Тастах (71° с. ш., 144° в. д.).

Коллекции растительных остатков хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН под № 959 и 970.

Остатки растений происходят из континентальных отложений быковской, кенгдейской и тастахской свит; сведения об их геологическом строении и стратиграфическом положении опубликованы в сводной работе «Палеоген и неоген Северо-Востока СССР» (1989). Небольшое число специальных публикаций по палеогеновой флоре этого сектора, кроме работы А. Н. Криштофовича по Тас-таху (1958), носят предварительный характер (Палибин, 1946; Буданцев, 1983) или посвящены описанию отдельных таксонов ископаемых растений (Буданцев, Озеров, 1990; Ильинская, Озеров, 1996; Озеров, 2000). Списки предварительных определений ископаемых растений опубликованы в нескольких геологических работах (Межвилк, 1958; Гриненко, Киселева, 1971, и др.). Особое место в палеоботаническом изучении района занимают палинологические исследования (Кулькова, 1971, 1973; Фрадкина, 1988), требующие, правда, сопоставления с результатами «макроскопических» исследований.

В системе крупномасштабного палеофлористического деления, предложенного Л. Ю. Буданцевым (1983, 1986), якутская палеофлора в целом относится к западному сектору берингийской провинции Бореально-пацифической подобласти Бореальной палеофлористической области. Локальные разновозрастные палеофлористические комплексы рассматриваются в рамках хараулахской и тастахской тафофлор.

В настоящее время для хараулахской тафофлоры удалось идентифицировать более 30 видов растений, преимущественно деревьев и кустарников (табл. I—III):

Equisetum arcticum Heer
Osmunda macrophylla Penh.
Dennstaedtia americana Knowlt.
Ginkgo adiantoides (Ung.) Heer
Taxus mainachensis Cheleb.
Metasequoia occidentalis (Newb.) Chaney
Magnolia praekobus Budants.
Lindera kamtschatica Cheleb.
Trochodendroides arctica (Heer) Berry
Nyssidium arcticum (Heer) Iljinskaja
Platanus snatolana Cheleb.
Liquidambar sp.
Broussonetia sp.
Ulmus latiserrata Budants.
U. compacta Fotjan.
Quercus grinenkoi Budants.
Betula sp.
Alnus protophylloides Budants. et Golovneva
Juglans lenaense Budants.
Juglans paleocathayensis Iljinskaja et Budants.
Populus sp.
Paramyrtaciphyllum agapovii Ozerov
Aesculus magnificum (Knowlt.) Iljinskaia
Alangium lenaensis Budants. et Ozerov
Craigia bronnii (Ung.) Kvaček, Bůžek et Manchester
Acer arcticum Heer
Ampelopsis cercidifolia Budants.
Vitis borealis Budants.
Syringophyllum emarginatum gen. et sp. nov.
Dicotylophyllum sp. 1—3.

Флора имеет типичный умеренно теплый облик и характерна для хвойно-широколиственной лесной растительности. Для обоснования причастности хараулахской тафофлоры к ряду одновозрастных древнеберингийских палеофлор и ее места в этом ряду рассмотрим кратко другие палеогеновые флоры региона.

В азиатской части берингийской провинции наиболее подробно и полно изучен последовательный ряд палеогеновых флор на западном побережье Камчатки (Буданцев, 1983, 1997; Челебаева, 1991, 1997). Наиболее древнее звено — паланская тафофлора позднего палеоцена—раннего эоцена — относится к древнеарктическому типу, сохранившему черты преемственности с флорой позднемеловой эпохи, но утратившему большую часть мезозойских таксонов.

Паланская тафофлора в начальной фазе развития, в позднем палеоцене (хулгунский палеофлористический комплекс), выступает в заметно обедненном составе. В довольно многочисленных местонахождениях растительных остатков, связанных с базальными конгломератами и песчаниками хулгунской свиты, постоянно присутствуют *Ginkgo adiantoides, Metasequoia occidentalis, Trochodendroides arctica, Platanus basicordata, Acer arcticum* и некоторые другие. Но палеофлора быстро эволюционирует в сторону увеличения разнообразия таксонов на видовом и родовом уровнях. Уже к середине раннего эоцена, в период накопления континентальных и прибрежноморских осадков напанской свиты, во флоре (анадырский комплекс) появляются помимо «хулгунских» новые виды из родов *Dennstaedtia, Magnolia, Cercidiphyllum, Corylopsiphyllum, Juglans, Carya, Pterocarya, Populus, Hydrangea, Vitis, Viburnum* и другие; новый элемент составил более 50% от общего состава анадырского комплекса.

Подавляющее число видов паланской тафофлоры имеет аркто-берингийское происхождение в результате дальнейшей эволюции древнеарктического позднемелового элемента. Виды таких родов, как *Equisetum, Osmunda, Dennstaedtia, Ginkgo, Metasequoia, Taxodium, Glyptostrobus, Trochodendroides, Platanus, Viburnum*, которым принадлежит около 20% паланской тафофлоры, были одинаково широко распространены в позднемеловых флорах в амфипацифических районах древней Берингии. «Молодые» таксоны — виды родов *Magnolia, Hamamelites, Cercidiphyllum, Tetracentron, Corylus, Tilia (Tsukada), Vitis, Cissus* — имеют близкие сингенетические связи с таксонами — дериватами позднемеловой флоры. К концу существования паланской тафофлоры (рассошинский комплекс) усилилось участие местных видов (около 60%) при сохранении основного родового состава паланской тафофлоры в целом.

Сравнение состава хараулахской и паланской тафофлор, географически значительно удаленных друг от друга, показывает, однако, их заметное сходство прежде всего за счет общих видов: *Equisetum arcticum, Osmunda macrophylla, Dennstaedtia americana, Metasequoia occidentalis, Trochodendroides* ex gr. *arctica, Aesculus magnifica, Acer arcticum, Craigia bronnii*. В обеих тафофлорах сравнительно редко встречаются остатки папоротников и хвойных. Кроме того, бросается в глаза поразительное морфотипическое разнообразие листьев одного из общих доминантов — *Trochodendroides arctica*. В паланской тафофлоре удалось различить по крайней мере 5 морфотипов его листьев (Буданцев, Мохов, 1986). В хараулахской тафофлоре почти полностью повторяется морфотипическая изменчивость этого вида, характерная в основном для его раннепалеогеновых находок (см. таблицу).

В конце эоцена морфотипическая изменчивость листьев *Trochodendroides* становится менее выраженной, а их находки более редкими (Буданцев, 1997).

Таким образом, общность таксономических признаков указывает на флорогенетическую близость хараулахской и паланской тафофлор и подтверждает их существование в пределах позднего палеоцена—раннего эоцена. В то же время в паланской тафофлоре около 90% видов являются «местными». Зато практически все виды хараулахской тафофлоры известны в палеогене Западной Камчатки, в том числе в более молодых флористических комплексах. Это заставляет продолжить краткую характеристику западнокамчатской палеофлоры.

Закат паланской тафофлоры в конце раннего эоцена совпал с широкой морской трансгрессией, нарушившей основные прибрежно-долинные местообитания «палан-

Морфотипическое разнообразие листьев
Trochodendroides arctica, %

Морфотипы листьев	Паланская тафофлора (Западная Камчатка)	Хараулахская тафофлора (Северная Якутия)
«Cocculifolia»	57	60
«Cercidifolia»	18	18
«Populifolia»	14	9
«Ziziphifolia»	6	9
«Tetracentrifolia»	5	2

ской» растительности, и последующим наступлением эпохи палеогенового климатического оптимума (Буданцев, 1989; Budantsev, 1994). Большая часть территории приморских низменностей, занятых в паланский век лесной растительностью, оказалась залитой морем, и лишь на севере района продолжала развиваться флора в условиях значительно повышенного температурного фона и влажности. Многочисленные остатки ископаемых растений этого времени сохранились в преимущественно терригенных отложениях ткаправаямской и камчикской свит, выходящих на дневную поверхность вдоль западного побережья Пенжинской губы. Их монографическое изучение еще не закончено, но уже сейчас ясно, что в палеофлоре произошла очередная крупная сукцессия, приведшая к развитию термофильной флоры, названной «чемурнаутской» (Буданцев, 1989; Челебаева, 1997). Во флоре получила развитие большая группа растений, ранее практически не известных в регионе. К ним можно отнести пальму *Sabal*, многочисленных и разнообразных представителей бобовых, лавровые, миртовые, сапиндовые и ряд других (Budantsev, 1994).

Высокая скорость сукцессионных преобразований в камчатской палеофлоре на границе между паланской и чемурнаутской тафофлорами и появление в последней большого числа экзотических для бореальной флоры таксонов со всей очевидностью связаны с широкой миграцией растений из соседних районов Берингии. Таким ближайшим районом является, в частности, Аляска с ее паратропической палеогеновой флорой (Wolfe, 1977). Однако в таксономическом отношении камчатская и аляскинская термофильные флоры проявляют крайне слабое сходство. Так, по данным А. И. Челебаевой (1997), из 62 видов чемурнаутской тафофлоры только 2—3 вида являются общими с равенианской тафофлорой Аляски. Правда, аляскинская тафофлора, вероятно, несколько моложе камчатской. Тем не менее именно в западных североамериканских флорах палеоцена и эоцена встречено значительное число общих или близких таксонов, включая пальмы, миртовые, бобовые, а также типичные «американские» виды *Macginitia latiloba* Budants., весьма близкого к *M. gracilis* (Lesq.) Wolfe et Wehr, *Eugenia americana* (Knowlt.) Mac Ginitie, *Averrhoites affinis* (Newb.) Hickey, *Canariophyllum ampla* Hickey, *Sapindus affinis* Newb., *Musophyllum comlicatum* Lesq. и др.

На севере Якутии «чемурнаутскому» веку соответствует период накопления осадков тастахской свиты с остатками своеобразной флоры, поражающей крупно- и гигантолистными растениями (Криштофович, 1958; Буданцев, 1983). Тастахская тафофлора, нуждающаяся в таксономической ревизии на современном уровне, безусловно относится к термофильному типу, но ее связи с чемурнаутской флорой проявляются слабо. Зато богатейшие спорово-пыльцевые комплексы из тастахских отложений показывают господство во флоре термофильных растений, включая пальмы. Как и по макроостаткам растений, в палинофлоре термофильный элемент возрастает от 6—12% в хараулахский век до 27—32% — в тастахский (Кулькова, 1971, 1973). В предшествующей хараулахской тафофлоре к термофильному элементу условно можно отнести виды из родов *Lindera, Broussonetia, Paramyrtaciphyllum, Alangium, Dicotylophyllum «sterculioides»*.

На Западной Камчатке в конце чемурнаутского века наступает кинкильская эпоха активного вулканизма, приведшая к широкомасштабному разрушению долинных местообитаний термофильных растительных группировок. Так, в иргирнинской флоре позднего эоцена термофильный элемент исчезает почти полностью, сменяясь представителями мезофильной хвойно-широколиственной флоры богатого состава (Буданцев, 1997). На этом этапе снова проявляются отчетливые черты сходства камчатской и хараулахской палеофлор. Помимо вездесущих видов *Osmunda, Ginkgo, Metasequoia, Trochodendroides, Acer arcticum* в хараулахской флоре обнаружены «камчатские» *Taxus mainachensis, Magnolia* cf. *praekobus, Platanus snatolana, Ulmus latiserrata, U. compacta, Alnus protophylloides, Alangium lenaensis, Ampelopsis cercidifolia, Vitis borealis.* Таким образом, в хараулахской тафофлоре раннего эоцена как бы собраны основные таксоны, характерные для западно-камчатской флоры раннего, среднего и позднего эоцена в целом. Действительно, из 29 наиболее достоверно определенных видов хараулахской тафофлоры 21 вид (72%) встречен в палеогеновой флоре Западной Камчатки. Это тем более удивительно, что доля общих видов в разновозрастных комплексах собственно западно-камчатской палеофлоры составляет всего около 7—10%.

Рассмотрим кратко общие якутско-камчатские таксоны, выделив в хараулахской тафофлоре налапский, иргирнинский и собственно хараулахский элементы.

К налапскому элементу можно уверенно отнести следующие виды: *Equisetum arcticum, Osmunda macrophylla, Dennstaedtia americana, Ginkgo* ex gr. *adiantoides, Metasequoia occidentalis, Trochodendroides arctica, Nyssidium arcticum, Juglans palaeocathayensis, Aesculus magnificum, Craigia bronnii, Acer arcticum.*

В этом комплексе значительную роль играли так называемые «транзитные» виды, имевшие широкое циркумбореальное или амеро-азиатское распространение с конца позднего мела. Это прежде всего *Equisetum arcticum* — явно сборный вид, известный в большинстве древнеарктических флор северного полушария. Попытки расчленения этого вида на самостоятельные таксоны не были поддержаны большинством палеоботаников. Таким же «космополитом» является и *Ginkgo* ex gr. *adiantoides. Osmunda macrophylla* имел широкое распространение преимущественно в амфипацифических берингийских флорах и дожил здесь, видимо, до конца миоцена. Этот вид известен как в хараулахской, так и во всех комплексах палеогеновой флоры Камчатки. Еще 1 вид — *Metasequoia occidentalis* — одинаково часто встречается во флорах палеогена и первой половины неогена в Бореальной области от Казахстана в Азии до Среднего Запада Северной Америки. Сходное распространение имел *Trochodendroides arctica,* тоже, вероятно, сборный вид, но почти не известный во флорах с конца палеогена, где он уступает место видам современного рода *Cercidiphyllum.* Как уже отмечалось, этот вид в хараулахской и налапской тафофлорах характеризуется максимальным морфологическим разнообразием листьев. Он входит в число общих и с иргирнинской флорой видов, но там его находки весьма редки и морфологическое разнообразие слабое. Почти везде в раннем палеогене этот вид входит в число доминантов: в хараулахской тафофлоре по числу остатков занимает 1-е место (41%). Широкое распространение в арктобореальной раннепалеогеновой флоре имел *Acer arcticum.* Еще 1 вид, *Aesculus magnificum* — типичный представитель древнеберингийской флоры — практически не известен в более молодых флорах региона. В налапской тафофлоре этот вид также входит в число доминантов, хотя в хараулахской флоре его находки единичны. Отпечатки крылатых плодов *Craigia bronnii* из сем. *Tiliaceae* встречены только в налапской и хараулахской тафофлорах, хотя этот вид имел широкое распространение, а тип его описан из третичной флоры Европы.

Таким образом, налапскому элементу в хараулахской тафофлоре принадлежит более трети ее видов (37%).

Иргирнинский элемент представлен следующими видами: *Taxus mainachensis, Magnolia praekobus, Lindera kamtschatica, Platanus snatolana, Ulmus latiserrata, U. compacta, Alnus protophylloides, Alangium lenaensis, Ampelopsis cercidifolia.*

Все эти виды (31%) в отличие от паланских встречены только в хараулахской и иргирнинской тафофлорах и не известны пока за пределами региона. Это очень важно для оценки степени модернизации палеофлор за счет не только увеличения их разнообразия, но и синхронного появления одних и тех же таксонов, особенно на видовом уровне, и в конечном итоге их филогенетической близости.

К собственно хараулахскому элементу относятся: *Quercus grinekoi, Juglans lenaense, Paramyrtaciphyllum agapovii, Vitis borealis, Syringophyllum emarginatum, Dicotylophyllum «sterculioides»*, а также несколько недостаточно уверенно определенных таксонов: *Liquidambar* sp., *Broussonetia* sp., *Betula* sp., *Populus* sp. и др.

Суммируя сказанное, можно отметить смешанный состав хараулахской тафофлоры, состоящей почти в равных пропорциях из видов, широко распространенных в бореальных флорах раннего палеогена, таксонов, известных в паланской и иргирнинской тафофлорах Западной Камчатки, существовавших в позднем палеоцене—позднем эоцене, и «местных» видов. Такое собрание разновозрастных таксонов в одной конкретной тафофлоре из узкого стратиграфического интервала, на наш взгляд, уникально, и феномен этот требует объяснения.

Одна из гипотез вероятных процессов формирования и расселения умеренной мезофильной флоры с господством цветковых растений в Северной Азии (начиная с конца позднего мела) рассматривает в качестве исходной область горных сооружений на стыке ангарской и катазийской плит, откуда начал путь дальнейшего расселения этот тип палеофлоры (Буданцев, 1986). Палеогеография северо-востока Азии в позднем мелу—раннем палеогене, достаточно нестрая по соотношению равнин и возвышенностей, мало отличалась, однако, на западе и востоке региона. В палеоцене—эоцене на западе располагалась обширная Лено-Вилюйская низменность с выходом в сторону моря Лаптевых, северная часть которой изобиловала озерами, где накапливались угленосные отложения. Южнее начинается поднятие Верхоянского хребта, далее расположены невысокие горные сооружения преимущественно меридионального и субмеридионального простирания, достигающие Пенжинской котловины и Западно-Камчатской низменности (Палеогеография СССР, 1975). Вероятно, вдоль этих поднятий проходили основные пути расселения умеренной мезофильной флоры бореального типа. Короткий западный поток неофитов упирался до конца эоцена в Западно-Сибирское море и Тургайский пролив. Восточный поток привел к формированию меловой и палеогеновой флор Дальневосточного региона. Наиболее мощными были северный и северо-восточный потоки, приведшие к формированию богатейших флор древнеарктического типа на севере Азии и Северной Америки. К началу палеогена здесь сложилась своеобразная мезофильная хвойно-широколиственная крупнолистная лесная растительность. Можно предположить, что в палеогене, имея общую позднемеловую базовую группу среди доминантов, западные варианты флоры, находясь как бы в начале пути расселения, модернизировались опережающими темпами и вобрали в себя таксоны, которые на востоке появились позднее. Поэтому можно было ожидать большего участия «молодого» элемента в западной хараулахской тафофлоре и его более позднего появления на востоке в иргирнинской тафофлоре Западной Камчатки, что и показывает настоящее исследование. В противном случае следует либо пересмотреть в сторону значительного омоложения возраста отложений кенгдейской свиты на севере Якутии, либо удревления толщ иргирнинского уровня на Западной Камчатке, а это вступает в противоречие с обоснованием хронологии осадконакопления по данным лито- и биостратиграфии. Впрочем, вопрос о разных темпах эволюции палеофлор требует дополнительных исследований в более крупном масштабе.

Таким образом, хараулахская тафофлора характеризует еще одно важное звено в цепи событий сложного процесса формирования и дальнейшей эволюции палеофлоры на северо-востоке Азии и пополняет сведения о ее составе, композиционных особенностях и флорогенетических связях.

В заключение приводим описание нового рода и вида хараулахской тафофлоры.

Oleaceae (?)

Syringophyllum Budants. et Ozerov gen. nov.

Типовой вид. *S. emarginatum* Budants. et Ozerov.

Состав рода. Типовой вид.

Сравнение. По морфологии листьев наиболее близок к роду *Syringa* L., в частности к современным видам *S. oblata* Lindl. (Северный Китай) и *S. vulgaris* L. (горные районы Юго-Восточной Европы). Отличается выемчатой верхушкой листовой пластинки — устойчивым признаком, практически не встречающимся у преимущественно островершинных листьев представителей рода *Syringa*.

Syringophyllum emarginatum Budants. et Ozerov gen. et sp. nov.

Табл. IV, *1—5*.

Holotype: Northern Yakutia, Kengdey river, Kengdey Formation, Paleocene-Early Eocene. Coll. BIN 959, 130a, pl. IV, fig. *1, 3*.

Leaves entire, wide oval and rounded or transversely elongated, 3—7 cm long, 4—7 cm wide with long petiolates, margin entire, emarginated-decurrent at base, emarginated at the apex. Venation pinnate camptodromous, lower veins are closely spaced, anticlinal, higher veins are scalariform-reticular, lateral veins are notably thinner than midvein, which blindly terminates at the base of indent of leaf apex.

Голотип. Отпечаток почти цельного листа. Обр. 130а, колл. БИН № 959, Северная Якутия, р. Кенгдей; кенгдейская свита; палеоцен—ранний эоцен (табл. IV, *1*).

Диагноз. Листья цельные, от широкоовальных и округлых до поперек вытянутых, 3—7 см дл., 4—7 см шир., с длинными черешками, цельнокрайные, в основании выемчато-низбегающие, на верхушке выемчатые. Жилкование перистое камптодромное, нижние жилки тесно сближенные, антиклинальные, жилкование высоких порядков лестнично-сетчатое, боковые жилки заметно тоньше главной, которая слепо заканчивается в основании выемки на верхушке листа.

Материал. Около 25 отпечатков цельных листьев и их фрагментов преимущественно хорошей сохранности.

Описание. Характерной особенностью морфологии листьев ископаемого вида является их удивительное однообразие. Основные индивидуальные различия листьев проявляются главным образом в некоторой изменчивости их размеров: от 3 до 7 см дл. и от 4 до 7 см шир. Заметен слабый разброс в форме листовой пластинки (соотношение длины к ширине пластинки колеблется от 0.75—0.91 (46%) до 1.00 (30%) и 1.26—1.37 (23%)) и глубины выемки в основании и на верхушке листьев. В то же время постоянно сохраняются диагностические признаки вторичного и третичного жилкования: главная жилка прямая, незначительно утончается к верхушке листа, где слепо оканчивается, образуя точечное утолщение на конце. В нижней половине пластинки она почти равна по толщине черешку. Непосредственно от места сочленения с черешком или несколько выше от главной жилки отходят 1—2 пары боковых жилок, антиклинально отгибающихся наружу, но далее поднимающихся кверху, где они соединяются с ответвлениями следующих боковых жилок (табл. IV, *4*). Боковых жилок в целом 5—6 пар, они заметно тоньше главной жилки, от которой отходят с постепенно увеличивающимися интервалами и углами ответвления. Обращает внимание нерегулярность вторичного жилкования: жилки то дуговидно изгибаются, то следуют почти прямо, при окончании у края пластинки они соединяются то единичными, то неоднократно разветвленными неровными петлями. В целом вторичное жилкование сохраняет камптодромный характер. Третичное жилкование вполне можно было бы считать сетчатым, но в тонкую рыхлую сеть третичных жилок с угловатыми ячейками вплетаются довольно редкие извилистые поперечные анастомозы, что заставляет признать тип третичного жилкования лестнично-сетчатым. Черешки листьев длинные, в основании слегка изогнуты, составляют более половины длины пластинки.

Сравнение. Среди известных нам ископаемых цветковых растений не встречены виды с более или менее сходными листьями. Среди современных растений, как уже отмечалось, наибольшим сходством обладают некоторые виды рода *Syringa*.

У *S. vulgaris*, например, также наблюдается морфологическое однообразие листьев, различающихся в основном величиной пластинки и количественными характеристиками общей формы, верхушки и основания. Как вторичное, так и третичное жилкование у ископаемых и современных листьев практически идентично (табл. IV, *6, 7*). Единственным принципиальным отличием листьев ископаемого вида является выемчатая верхушка, встреченная у всех без исключения экземпляров. У листьев современных видов также иногда возникает выемка на верхушке пластинки, но здесь она связана с нарушением роста листа при внешнем его повреждении. Об этом говорит ход главной и боковых жилок при их вхождении в верхушку (табл. IV, *8*).

Благодарности

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований, грант 99-04-49862.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Буданцев Л. Ю. Ранние этапы формирования и расселения умеренной флоры Бореальной области. Л., 1986. 60 с.

Буданцев Л. Ю. Ископаемая флора и фитостратиграфия палеогена Западной Камчатки // Вопр. палеофлористики и стратиграфии. Л., 1989. С. 17—31.

Буданцев Л. Ю. Позднеэоценовая флора Западной Камчатки // Тр. БИН РАН. 1997. Вып. 19. 115 с.

Буданцев Л. Ю., Мохов Е. Р. Морфологическая изменчивость листьев и таксономия рода *Trochodendroides* в раннеэоценовой флоре Западной Камчатки // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 19—27.

Буданцев Л. Ю.,Озеров И. А. Новая находка отпечатков листьев *Alangium* в палеоценово-эоценовых отложениях Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 549—556.

Гриненко О. В., Киселева А. В. О возрасте угленосных отложений Быковской протоки в дельте р. Лены // Палинологическая характеристика палеозойских, мезозойских и кайнозойских отложений Якутии. Якутск, 1971. С. 75—87.

Ильинская И. А., Озеров И. А. Находка *Juglans palaeocathayensis* в нижнем эоцене севера Якутии // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 8. С. 112—116.

Криштофович А. Н. Ископаемые флоры Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Раорыткин // Тр. БИН АН СССР. 1958. Палеоботаника. Вып. 3. С. 75—189.

Кулькова И. А. Эоценовая флора Яно-Индигирской низменности и сопоставление ее с одновозрастными флорами других территорий Северного полушария // Кайнозойские флоры Сибири по палинологическим данным. М., 1971. С. 37—44.

Кулькова И. А. Палинологические исследования эоценовых отложений Яно-Индигирской низменности. Новосибирск, 1973. 116 с.

Межвилк А. А. Третичные отложения Северного Хараулаха // Тр. НИИГА. 1958. Т. 80. Вып. 5. С. 5—18.

Озеров И. А. Находка листьев рода *Paramyrtaciphyllum* (*Myrtaceae*) в нижнем эоцене Северной Якутии // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 109—115.

Палеоген и неоген Северо-Востока СССР. Якутск, 1989. 184 с.

Палеогеография СССР. М., 1975. Т. 4. 203 с.

Палибин И. В. Новые данные по третичной и послетретичной флоре районов низовьев р. Лены // Матер. по истории флоры и растительности СССР. 1946. Вып. 2. С. 469—473.

Фрадкина А. Ф. Палинология палеогена и неогена Северо-Востока Азии // Палинология в СССР. Новосибирск, 1988. С. 134—139.

Челебаева А. И. Флористическая характеристика снатольского и ковачинского горизонтов // Эоцен Западной Камчатки. Тр. ГИН АН СССР. 1991. Вып. 467. С. 49—63, 76—119.

Челебаева А. И. Флора нижнего палеогена Западной Камчатки // Нижний палеоген Западной Камчатки. Тр. ГИН РАН. 1997. Вып. 488. С. 83—102, 141—247.

Budantsev L. Yu. The fossil flora of the Paleogene climatic optimum in North Eastern Asia // Cenozoic plants and climates of the Arctic. Berlin, 1994. P. 297—313.

Wolfe J. A. Paleogene floras from the Gulf of Alaska Region // U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 997. 1977. 108 p.

SUMMARY

The northernmost Early Eocene flora in Asia (Kharaulakh flora) from the lower Lena River (71° NL) is discussed. More than 30 plant species, predominantly deciduous trees and shrubs, are found in its composition, including 2 new genera. The comparison of this flora with Paleocene — Early Eocene floras of the Western Kamchatka showed a surprising similarity of their taxonomic composition — more than 70% of the species are common. This phenomenon is probably related with a different speed of modernization of the paleoflora in the process of its formation and dissemination. The new genus *Syringophyllum* Budants. et Ozerov gen. nov. (*Oleaceae?*) is described.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.272.46 : 574.32 (268.46)

© Т. А. Михайлова

РАЗВИТИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *LAMINARIA SACCHARINA* (*PHAEOPHYTA*) ПРИ ЗАСЕЛЕНИИ СВОБОДНОГО СУБСТРАТА В БЕЛОМ МОРЕ

T. A. MIKHAYLOVA. DEVELOPMENT OF *LAMINARIA SACCHARINA* COENOPOPULATIONS DURING COLONIZATION OF CLEAR SUBSTRATE IN THE WHITE SEA

Северное отделение Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства
и океанографии им. Н. М. Книповича
Архангельск

Поступила 17.01.2001

В период 1992—1998 гг. изучали особенности развития ценопопуляций *Laminaria saccharina* на внесенном каменистом субстрате в районе Соловецких островов. Установлено, что с увеличением глубины снижаются биомасса и плотность поселения растений. При становлении популяций определяющими факторами являются: в верхней части ламинариевого пояса — внутривидовая конкуренция, в нижней — низкая освещенность и слабая гидродинамика. На глубине 2—3 м возрастная структура формируется в течение 7—8 лет, на глубине 4—7 м — от 3 до 6 лет, на глубине 8—10 м — 5—6 лет.

Ключевые слова: *Laminaria saccharina*, популяции, формирование, глубина, экологические факторы, биомасса, плотность поселения, размерно-возрастная структура, Белое море.

Исследование развития ламинариевых фитоценозов на внесенном каменистом субстрате в Белом море предпринято в связи с проблемой восстановления нарушенных промыслом ламинариевых сообществ. В связи с этим возникают вопросы: не является ли причиной исчезновения ламинариевой растительности с больших глубин усиление заиления моря, влекущее сокращение пригодного субстрата, и возможно ли расширить зону современного произрастания ламинарий при помощи внесения каменистого субстрата на глубины, находящиеся за ее пределами. В поясе ламинарий на новом субстрате видом-первопоселенцем является вид *Laminaria saccharina* (L.) Lamour., который доминирует в новых сообществах в течение нескольких первых лет (Михайлова, 2000б). В первые годы развития сообщества, формирующиеся на разных глубинах, различаются продукционными характеристиками, что связано исключительно с особенностями развития доминирующего вида.

Материал и методика

Работа была выполнена в районе Соловецких островов в период 1992—1998 гг. Соленость в летний период составляет 27‰, прозрачность — 6—7 м, максимальная скорость течений — 0.2 м/с. Субстрат (камни диам. 15—30 см из литорали и сублиторали по 3—8 шт./м^2) вносился на площади около 100 м^2. Даты внесения и сроки отбора проб водорослей указаны в табл. 1. В качестве контроля служили ценопопуляции *L. saccharina* климаксового сообщества на глубинах от 2 до 7 м. Описание этого сообщества (включая структуру ценопопуляции *L. saccharina*) подробно дано в предыдущей публикации (Михайлова, 2000а). На глубинах 8—10 м контролем служила ценопопуляция того же сообщества, в которое вносился субстрат. Отбор проб здесь производился в июле 1997 г.

ТАБЛИЦА 1

Глубина, даты внесения субстрата и отбора проб

Глубина, м	2	5	6	9	10	13
Даты внесения субстрата	VIII 1994	VIII 1994	VIII 1996	VIII 1996	Лето 1992	VIII 1996
Даты отбора проб	21 VII 95 11 VII 96 18 VII 97 17 VII 98	21 VII 95 15 VII 96 20 VII 97 23 VII 98	8 VII 97 15 VIII 98	8 VII 97 8 VIII 98	VII 1994 1 IX 95 8 VII 96 24 VII 97 12 VIII 98	13 VII 97 26 VII 98

Пробы отбирались водолазным способом в 3—6-кратной повторности мерными рамками 1 м^2 или 0.25 м^2. При обработке проб подсчитывали число растений *L. saccharina*, у каждого растения определяли возраст подсчетом количества колец на поперечном срезе стволика вблизи ризоидов, измеряли длину стволика и пластины, ширину пластины. За растения, формирующие полог (пологовые растения), условно принимали растения, превышающие в длину 50 см. При определении размерной структуры популяций учитывали растения, произрастающие только на грунте.

Результаты и обсуждение

В настоящее время основные промысловые скопления ламинариевых в Белом море расположены на глубинах от 2—3 до 6—7 м. На глубинах 8—10 м преобладает илисто-песчаный грунт, каменистый субстрат встречается значительно реже, сообщества ламинарий сильно разрежены. Нижняя граница пояса ламинарий в Белом море пролегает на глубине 10 м, глубже наблюдается крайний дефицит каменистого субстрата. Однако в прошлом заросли ламинарий простирались и на большие глубины. В 1960-е годы нижняя граница ламинариевой растительности в районе исследования проходила на глубинах 10—13 м, а отдельные растения видов рода *Laminaria* встречались на глубинах до 18 м (Сырьевая..., 1960; Запасы..., 1967). В 1970-е годы нижняя граница растительности проходила на глубине 10 м, а отдельные растения встречались на глубине 12—13 м (Донная..., 1972; Результаты..., 1975; Динамика..., 1977; Характеристика..., 1978).

По данным настоящей работы установлено, что проростки ламинариевых не появляются на новом субстрате на глубине 13 м, по крайней мере в течение 2 лет. Это говорит о том, что исчезновение ламинариевой растительности на больших глубинах обусловлено не сокращением количества твердого субстрата, а изменением некоторых других важнейших параметров среды. По нашим данным, прозрачность воды в районе исследования была 6—7 м, в то время как в 1960 г. прозрачность воды составляла 8—10 м (Сырьевая..., 1960).

Естественные ценопопуляции

Структура популяций *Laminaria saccharina* в Белом море различается в зависимости от глубины. Для популяций, развивающихся на глубинах 2—7 м, характерны возрастная структура нормального типа (Макаров, 1979, 1998а; Возжинская, 1986), высокий процент растений подроста (т. е. растений, длина которых составляет менее 50 см) и наличие большого количества эпифитирующих растений *L. saccharina*, которые поселяются на стволиках ламинариевых (Михайлова, 2000а). Надо отметить, что на этих глубинах развиваются, как правило, бидоминантные сообщества из

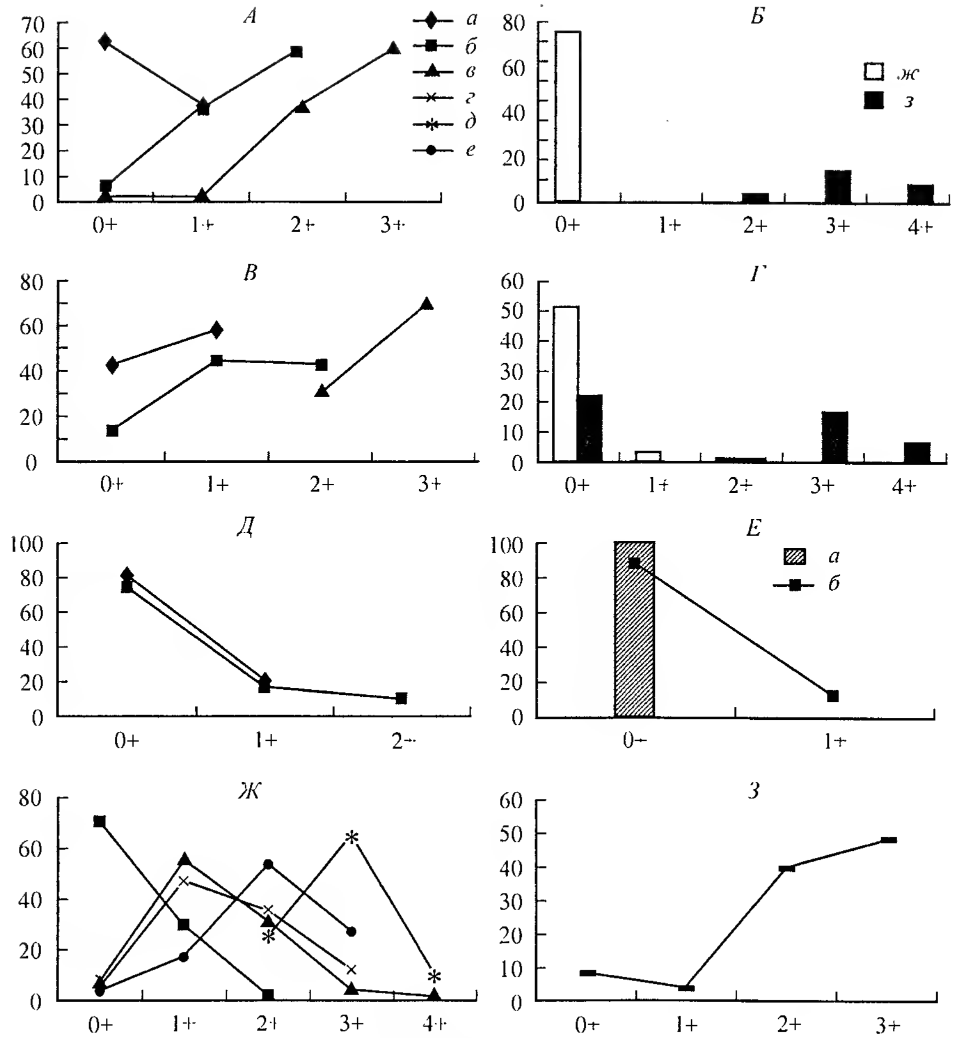


Рис. 1. Возрастная структура ценопопуляций *Laminaria saccharina* в новых (*А—Ж*) и в естественном (*З*) сообществах.

А, *Б* — глубина 2 м; *В*, *Г* — 5 м; *Д* — 6 м; *Е* — 9 м; *Ж*, *З* — 10 м. *А*, *В* — в первые 3 года развития; *Б*, *Г* — на 4-й год развития. *а—е* — возраст ценопопуляции: *а* — 1 год, *б* — 2 года, *в* — 3 года, *г* — 4 года, *д* — 5 лет, *е* — 6 лет, ж — эпифиты, *з* — растения на грунте. По осям абсцисс — возраст, годы; по осям ординат — доля, %.

Laminaria digitata (Huds.) Lamour. и *L. saccharina* (Михайлова, 2000б). Вид *L. saccharina* использует стволики долгоживущего вида *L. digitata* как дополнительный субстрат (Михайлова, 2000а). Поэтому большое количество эпифитирующих растений *L. saccharina* доживает в сообществе до естественной элиминации.

На глубинах 8—10 м развиваются монодоминантные сообщества *L. saccharina* (Михайлова, 2000б). Здесь возрастная структура популяций *L. saccharina* относится к регрессивному типу (рис. 1, *З*). Световые и гидродинамические условия на этих глубинах не благоприятствуют развитию молодых растений подроста ни на грунте, ни эпифитно. Однако их, видимо, достаточно, так как популяции на этой глубине устойчиво существуют.

Заселение свободного субстрата происходит в отсутствие конкуренции за свет и пространство, поэтому новые ценопопуляции, как правило, характеризуются плотным поселением и быстрым ростом проростков. Благодаря этому в первые годы растения-первопоселенцы растут очень густо и имеют крупные размеры в отличие от естественных популяций, в которых крупные растения имеют небольшой удельный вес: плотность поселения пологовых растений ламинариевых в естественных сообществах не превышает 30 шт./м^2.

При наличии общих черт процесс формирования новых ценопопуляций различается в зависимости от глубины. Наиболее отчетливо это наблюдается на примере продукционных характеристик вида. С увеличением глубины резко снижается биомасса *Laminaria saccharina* (табл. 2, А). Это во многом связано с тем, что с глубиной значительно сокращается плотность поселения пологовых растений *L. saccharina* (табл. 2, Б). Кроме того, размерная структура пологовых растений с различных глубин также различна: если на небольших глубинах (2 м) довольно высокую плотность поселения имеют крупные водоросли, то с увеличением глубины (5 и 6 м) в ценопопуляциях возрастает доля небольших растений, а на больших глубинах (9 и 10 м) ценопопуляции практически полностью состоят из мелких растений (рис. 2). Более того, растения одного и того же возраста на меньшей глубине крупнее (рис. 3). Это объясняется разными темпами роста растений-первопоселенцев на разных глубинах, которые сказываются как на индивидуальных размерах отдельных растений, так и на становлении размерно-возрастной структуры ценопопуляций *L. saccharina*.

Условия для прорастания наиболее благоприятны на небольших глубинах. Субстрат здесь заселяется быстро, на нем сразу поселяются проростки осенней генерации. Это видно на примере возрастной структуры однолетних ценопопуляций с глубин 2, 5 и 6 м, в которых присутствуют растения 2 возрастных групп — 0+ и 1+ лет (рис. 1, *А, В, Д*). Наличие растений возраста 1+ в 1-летних ценопопуляциях объясняется следующим. Возраст ламинарий определяется по количеству колец на поперечном срезе стволика вблизи ризоидов. Такие кольца называются годичными, они образуются в результате зимней приостановки роста. Вид *L. saccharina* в Белом море имеет 2 пика размножения: весенний и, более высокий, осенний (Макаров, 1998б). На внесенном летом субстрате не только успевают осесть споры, прорасти гаметофиты,

ТАБЛИЦА 2

Биомасса и плотность поселения пологовых растений в опытных ценопопуляциях *Laminaria saccharina* на разных глубинах

Возраст ценопопуляции, год	Показатель	Глубина, м				
		2	5	6	9	10
2	А	28.4	13.0	4.8	0.5	0.5
	Б	89.6	74.7	67.0	19.0	?
3	А	33.0	7.9	—	—	2.4
	Б	62.7	16.7	—	—	?
4	А	52.5	17.0	—	—	1.1
	Б	54.7	29.3	—	—	10.7
5	А	—	—	—	—	1.4
	Б	—	—	—	—	9.7
6	А	—	—	—	—	2.2
	Б	—	—	—	—	8.3

Примечание. А — биомасса, кг/м^2; Б — плотность поселения, шт./м^2.

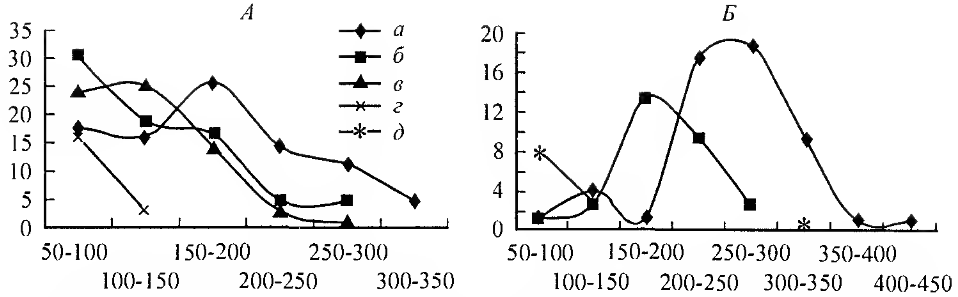


Рис. 2. Размерная структура 2-летних (*А*) и 4-летних (*Б*) ценопопуляций *Laminaria saccharina*.

На глубинах: *а* — 2 м, *б* — 5 м, *в* — 6 м, *г* — 9 м, *д* — 10 м. По осям абсцисс — размерная группа, см; по осям ординат — плотность поселения, шт./м^2.

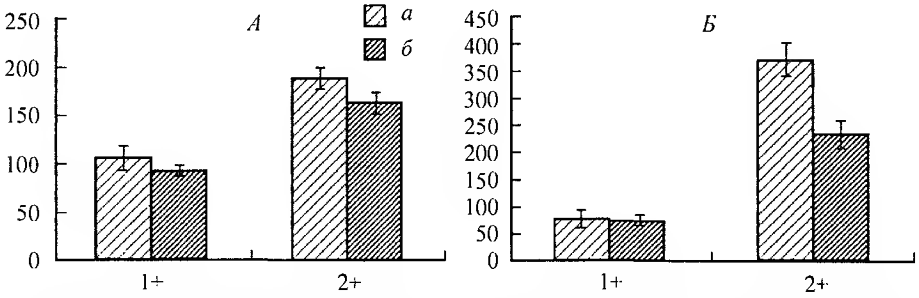


Рис. 3. Длина (*А*) и масса (*Б*) растений *Laminaria saccharina* в 2-летних ценопопуляциях (1996 г.).

На глубинах: *а* — 2 м, *б* — 5 м. По осям абсцисс — возраст, годы; по осям ординат: *А* — длина, см; *Б* — масса, г.

но и появиться спорофиты (осенняя генерация). Весной, после зимней приостановки роста, с улучшением световых условий после таяния льда они возобновляют рост, чему способствуют накопленные осенью запасные вещества. Поэтому к следующему сезону вегетации растения имеют 1-годичное кольцо и довольно большие размеры: на глубине 2 м их длина составляет от 20 до 70 см, 5 м — от 20 до 60 см, 6 м — от 5 до 20 см. Проростки весенней генерации находятся в менее выгодном положении, так как приступают к активному росту только в конце мая—июне, поэтому к моменту отбора проб не имеют годичных колец и отличаются мелкими размерами (до 5 см длины).

В более глубоководной зоне массовое заселение субстрата начинается после зимнего периода, поэтому в однолетней ценопопуляции на глубине 9 м присутствуют только растения возраста 0+ лет (рис. 1, *Е*). Сдерживающее влияние на развитие проростков осенней генерации оказывают условия среды: даже в отсутствие полога интенсивность света недостаточна для быстрого прорастания спор и развития ранних спорофитов. Кроме того, на замедленном развитии проростков сказывается слабая гидродинамика.

В дальнейшем при плотном поселении проростков происходит их значительная элиминация. Уровень смертности между 1-м и 2-м годами выше на самых малых глубинах (табл. 3). Проростки здесь имеют 2 преимущества по сравнению с более глубоководными. Во-первых, среди них присутствует большое количество растений возраста 1+ лет, которые, естественно, крупнее и имеют более высокий потенциал роста по сравнению с сеголетками (0+ лет). Во-вторых, наиболее благоприятные световые условия мелководья позволяют им наилучшим образом реализовать свой ростовой потенциал. Это приводит к тому, что на глубине 2 м на 2-й год до пологовых размеров дорастает наибольшее количество растений (табл. 2, Б), причем большин-

ТАБЛИЦА 3

Плотность поселения растений-первопоселенцев (шт./м^2) в первые 2 года развития ценопопуляций *Laminaria saccharina* на разных глубинах

Возраст ценопопуляции, год	Глубина, м			
	2	5	6	9
1	3402.7	466.7	1128.7	676.3
2	126.3	95.6	90.0	31.0

ство этих растений, как видно из размерной структуры (рис. 2, *А*), имеет очень большие размеры (от 1.5 до 3.5 м). Сходная ситуация наблюдается и на глубине 5 м. Здесь крупные растения также растут с высокой плотностью (рис. 2, *А*). Мощный полог, который они образуют, негативно сказывается на развитии молодых растений. Возрастная структура ценопопуляций на этих глубинах имеет большое сходство — в обеих на 2-й год резко снижается количество проростков (рис. 1, *А*, *В*).

При глубине 6 м на 2-й год полог крупных водорослей не такой плотный, как на меньших глубинах, поскольку растения имеют более узкую пластину. Различия в размерах между одновозрастными растениями (рис. 4) обусловлены как разницей в глубинах, так и погодными условиями тех лет, в которых развивались первопоселенцы, поскольку эксперименты были начаты в разные годы (табл. 1). Иными словами, если первопоселенцы в силу менее благоприятных условий развиваются замедленно, что отражается на их размерах, то даже при высокой плотности поселения (табл. 2, Б) они формируют менее мощный полог, что в свою очередь не подавляет развития водорослей следующей генерации. Возрастная структура этой популяции на 2-й год относится к нормальному типу (рис. 1, *Д*), свойственному большинству естественных популяций. Это обеспечивает постоянное подрастание молодых растений до размеров крупных водорослей.

На глубине 9—10 м становление возрастной структуры проходит с запозданием. На 2-й год растения возраста 2+ лет либо отсутствуют (рис. 1, *Е*, *б*), либо встречаются очень редко (рис. 1, *Ж*, *б*).

Если в течение 1-го года развития основой конкурентных взаимодействий среди первопоселенцев было плотное поселение проростков, которое приводило к сниже-

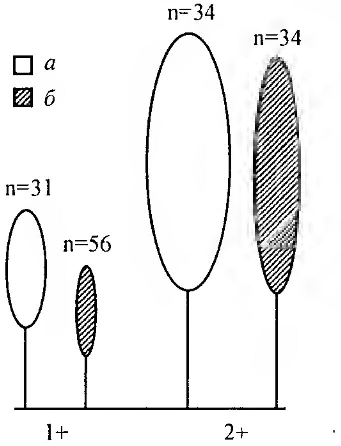


Рис. 4. Схема растений *Laminaria saccharina* из 2-летних ценопопуляций на глубинах 5 м (*а*) и 6 м (*б*).

нию водообмена между особями и замедлению их метаболизма, то на 2-й год и далее конкуренция выражалась главным образом в затеняющем воздействии полога взрослых водорослей на развитие растений подроста.

Плотность поселения пологовых растений на глубине 2 м (главным образом первопоселенцев) в течение 4 лет оставалась высокой (табл. 2, Б), вследствие чего на грунте отсутствовали условия для нормального развития молодых растений (рис. 1, *А*, *Б*); при этом на 4-й год в ценопопуляции было отмечено большое количество растений возраста 0+ лет, которые были исключительно эпифитами (рис. 1, *Б*). На этом этапе развития нового сообщества стволики старых ламинарий представляли собой прекрасный субстрат для многочисленных эпифитов, которые находились в более выгодных световых условиях по сравнению с водорослями, растущими на грунте. Проростки поселялись на старых растениях возрастов 3+ и 4+ лет, редкие из которых смогли бы дожить до возраста 5+ лет. Поэтому с отмиранием старых растений из популяции исчезают и молодые растения, не достигнув состояния зрелости. Таким образом, в возрастном составе популяции на 4-й год фактически преобладали растения возрастов 3+ и 4+ лет (рис. 1, *Б*). Следовательно, ценопопуляция на 3-й и 4-й годы развития относилась к регрессивному типу (рис. 1, *А*, *Б*), несмотря на большое количество зрелых спороносных растений. На грунте жизнеспособные проростки могут появиться только после естественной элиминации старых растений-первопоселенцев, т. е. не ранее, чем через 5 лет после начала колонизации. Таким образом, стабилизацию возрастной структуры ценопопуляции на глубине 2 м (т. е. формирования структуры нормального типа) следует ожидать ориентировочно на 7—8-й год развития.

На глубине 5—6 м ситуация была двоякой. Если погодные условия способствовали развитию первопоселенцев, то затеняющее воздействие полога на молодые растения оказывалось сильным (рис. 1, *В*, *Г*). Однако в результате изменения плотности пологовых растений на этих глубинах к 4-му году жизни (табл. 2, Б) возникла возможность прорастания на грунте некоторого количества молодых растений (рис. 1, *Г*). Стабилизацию возрастной структуры можно ожидать к 6-му году развития. При менее благоприятных погодных условиях первопоселенцы на этих глубинах развиваются не столь активно и формируют менее мощный полог. Это дает возможность популяции ежегодно обеспечивать себя пополнением (рис. 1, *Д*). В этом случае возрастная структура стабилизируется быстро — за 3 года.

На больших глубинах (8—10 м) в течение первых 2 лет растения имеют небольшие размеры. На 3-й год с увеличением размеров растений усиливается затенение, что приводит к снижению количества проростков в популяции (рис. 1, *Ж*, *в*). В дальнейшем наблюдается преобладание более старших растений (рис. 1, *Ж*, *г*—*ж*). Сходство с естественными (рис. 1, *З*) новая популяция приобретает на 5—6-й год развития (рис. 1, *Ж*, *д*, *ж*). В связи с низкой освещенностью на этих глубинах при возрастании роли полога доля молодых растений в популяции остается низкой. Но практически ежегодное появление небольшого количества проростков обеспечивает популяции стабильность.

Подводя итоги, можно отметить, что наиболее продуктивные популяции *Laminaria saccharina* (с высокими биомассой и плотностью поселения крупных растений) формируются на небольших глубинах — от 2 до 5—6 м. Скорость формирования естественной структуры популяций с увеличением глубины изменяется неоднозначно. Можно выделить 2 типа факторов: биотические и абиотические. На глубине 2—3 м условия среды наиболее благоприятны для развития вида, поэтому здесь сильнее конкуренция среди растений *L. saccharina*. Внутривидовая конкуренция может привести к тому, что популяция не будет развиваться до тех пор, пока не элиминируют растения-первопоселенцы. Возрастная структура популяции здесь формируется долго — в течение 7—8 лет. На глубинах 8—10 м популяция развивается быстрее, однако низкая интенсивность света и слабая гидродинамика замедляют развитие молодых спорофитов. Формирование возрастной структуры популяции длится здесь 5—6 лет. Наиболее быстрого достижения стабильности популяционной структуры

L. saccharina можно ожидать на глубинах от 4 до 7 м, где условия среды для развития водорослей еще благоприятны, но уже снижена внутривидовая конкуренция. Длительность развития популяции здесь составит 3—6 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Возжинская В. Б. Донные макрофиты Белого моря. М., 1986. 191 с.

Динамика развития зарослей промысловых водорослей бассейна Белого моря по данным стационарных разрезов (промежуточный отчет): Отчет/СевПИНРО. Отв. исполнитель В. Н. Макаров. Архангельск, 1977. 29 с. № ГР 77038924. Инв. № 640532.

Донная растительность Белого моря: Отчет/СевПИНРО. Руководитель К. П. Гемп. Архангельск, 1972. 44 с.

Запасы промысловых водорослей в Белом море. (По данным последних для каждого района и участка обследований): Отчет/СевПИНРО. Руководитель К. П. Гемп. Архангельск. 1967. 131 с.

Макаров В. Н. Возрастная структура популяций *Laminaria saccharina* (L.) Lam. в Белом море // III Всесоюз. совещ. по мор. альгологии-макрофитобентосу. Тез. докл. (Севастополь, октябрь, 1979 г.). Киев, 1979. С. 86—87.

Макаров В. Н. Возрастная структура популяций // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1998а. С. 94—97.

Макаров В. Н. Спороношение // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1998б. С. 40—52.

Михайлова Т. А. Структура и межгодовая динамика ламинариевого фитоценоза в Белом море // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 5. С. 78—88.

Михайлова Т. А. Формирование ламинариевых фитоценозов на внесенном каменистом субстрате в Белом море // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 9. С. 88—103.

Результаты контрольного обследования запасов и распределения промысловых водорослей в районе Соловецких островов (заключительный отчет): Отчет/СевПИНРО. Отв. исполнитель В. Н. Макаров. Архангельск, 1975. 55 с. № ГР 75030076. Инв. № Б474292.

Сырьевая база водорослевой промышленности Архангельского экономического района: Отчет/СевПИНРО. Руководитель К. П. Гемп. Архангельск, 1960. 53 с., прил.

Характеристика развития зарослей промысловых водорослей бассейна Белого моря (на стационарных разрезах) (промежуточный отчет): Отчет/СевПИНРО. Отв. исполнитель С. П. Коренников. Архангельск, 1978. 30 с. № ГР 78046516. Инв. № 742926.

SUMMARY

Features of development of *Laminaria saccharina* coenopopulations on introduced stony substrate were studied in 1992—1998 near the Solovetskie Islands. Six experimental grounds 100 m^2 each have been located at different depths. For the last 30—40 years raising of the lower boundary of the kelp belt is recorded, and now it is located at the depth from 2 down to 10 m. The age structure of natural coenopopulations belongs to the normal type at the depth 2—7 m, to the regressive type at the depth 8—10 m. Biomass and plant density in new coenopopulations decrease downwards. Intraspecific competition in the upper part of the kelp belt and low radiation and weak water movement in its lower part are determinative for formation of the natural structure of populations. The age structure has been formed for 7—8 years at the depth 2—3 m, for 3—6 years at the depth 4—7 m, for 5—6 years at 8—10 m.

УДК 582.29

© Т. А. Дудорева

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ЛИШАЙНИКОВ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

T. A. DUDOREVA. ADDITIONS TO THE LICHEN FLORA OF MURMANSK REGION

Полярно-альпийский ботанический сад-институт
Кольский научный центр РАН
Кировск
Поступила 04.05.2000

Приводятся новые местонахождения в Мурманской обл. 33 редких и интересных видов лишайников. 4 вида (*Cetrelia olivetorum, Collema furfuracea, Physconia detersa, Xanthoparmelia cospersa*) являются новыми для области.

Ключевые слова: Мурманская обл., лишайники, редкие виды.

При изучении гербария Полярно-альпийского ботанического сада Кольского научного центра РАН (ПАБСИ) (KPABG) были выявлены как новые для Мурманской обл. виды лишайников, так и новые местонахождения (Räsänen, 1943; Пушкина, 1960; Трасс и др., 1963; Halonen, 1996, и др.). Существенно пополнило этот список обследование автором некоторых районов области (см. рисунок).

В представленном списке каждый вид сопровождается сведениями по экологии, распространению (в том числе по литературным данным), встречаемости в прилегающих странах Фенноскандии (Santesson, 1993; Фадеева и др., 1997; Vitikainen et al., 1997). Для видов, которые приводятся впервые для области (помечены звездочкой), указаны номер и дата сбора образца. Лишайники, предложенные для внесения в 3-е издание региональной «Красной книги», отмечены следующими буквами: R — редкие, V — уязвимые, I — слабо изученные, в соответствии с принятыми обозначениями (Красная..., 1995). Без указания категории редкости обозначены виды, внесенные в «Красные книги» прилегающих регионов: Карелии — ККК; Финляндии (Rassi et al., 1992) — ККФ; Швеции (Aronsson et al., 1995) — ККШ; Норвегии (Tønsberg et al., 1996) — ККН. Объем и номенклатура таксонов даны по Витикайнену (Vitikainen et al., 1997). Арабскими цифрами отмечены пункты сбора (см. рисунок).

Образцы хранятся в Гербарии ПАБСИ (KPABG).

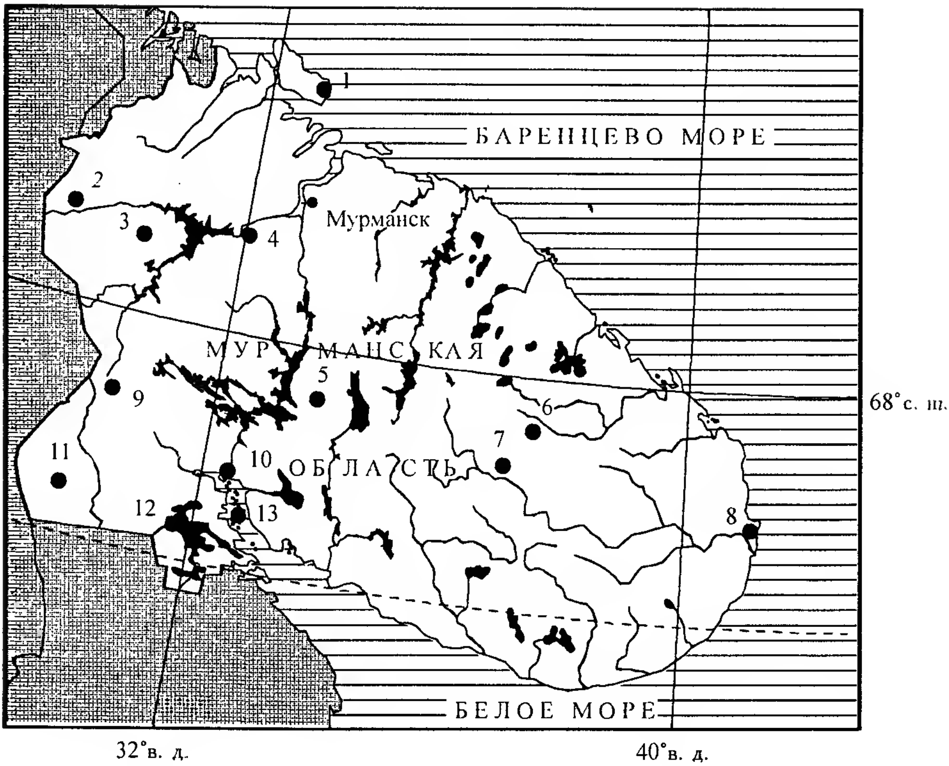
Candelariella arctica (Körb.) R. Sant. — 1: приморские скалы (место обитания чаек), на голом каменистом субстрате. Ранее приводился для окр. пос. Лиинахамари, Айновых островов (Räsänen, 1943), Туломской Лапландии (Hakulinen, 1954), Мурманской обл. (Макаревич, 1971). R. — Северная Норвегия.

Catapyrenium daedaleum (Kremp.) Stein. — 11: водопад Янисконгас, скалистый берег, на моховой влажной дерновине на горизонтальном уступе скалы. Ранее был отмечен там же (Laurila, 1940). I. — Южные районы Карелии; довольно обычен в Финляндии, Швеции и Норвегии.

Catapyrenium lachneum (Ach.) R. Sant. — 11: оз. Ниваярви, скалистый берег, на замшелой почве на уступе. В этом же районе (водопад Янисконгас, ущелье Пюхякуру) был найден ранее (Ahlner, 1937; Halonen, 1996), а также на северо-западе, п-ов Средний (Räsänen, 1943) и в Лапландском заповеднике (Пушкина, 1960). I. — Юг Карелии; северные районы Финляндии; довольно обычен в Швеции и Норвегии.

Cetraria muricata (Ach.) Eckfeldt. — 11: ущелье Пюхякуру, каменистая россыпь, на камне с тонким слоем мелкозема. Ранее приводился для Кольского п-ова в целом без указания конкретных местонахождения (Журбенко, 1996). — Обычен в прилегающих странах Фенноскандии.

* *Cetrelia olivetorum* (Nyl.) W. Culb. et C. Culb. — 11: долина р. Онтонйоки, оз. Пюхялампи, вертикальная скалистая стенка среди мелкого березняка на берегу, на голом и замшелом каменистом субстрате (1972, А. Домбровская, № 192, 193).



Пункты сбора лишайников.

1 — северо-восток п-ова Рыбачий, мыс Корабельный; *2* — левый берег р. Лотта в среднем течении в окр. пос. Светлый; *3* — горный массив Лавна-тундра; *4* — окр. Верхнетуломской ГЭС; *5* — Хибинский горный массив; *6* — горный массив Кейвы; *7* — верхнее течение р. Поной в окр. пос. Краснощелье; *8* — устье р. Поной; *9* — окр. г. Ковдор; *10* — окр. г. Кандалакша; *11* — система р. Кутсайоки, заказник Кутса; *12* — оз. Ковдозеро в окр. пос. Ковдозеро; *13* — о-в Лодейный в Кандалакшском заливе Белого моря.

R. — Южные районы Карелии; в Финляндии отсутствует в самых северных районах; центральные районы Швеции; южные районы Норвегии. ККК, ККФ, ККШ, ККН.

Cladonia parasitica (Hoffm.) Hoffm. — 11: оз. Вуориярви, кустарничковый сосняк, на коре на основании ствола старой сосны. Для этого же района (оз. Кутсаярви) отмечался и ранее (Ahlner, 1937). I. — Довольно обычен в прилегающих странах Фенноскандии. ККШ.

C. symphycarpa (Flk.) Fr. — 2: сосняк-беломошник, выходы горных пород на берегу озерка, на замшелом уступе; 11: ущелье Пюхякуру, на замшелой почве на уступе скалистой стенки; водопад Янисконгас, скалистый берег, на почве в трещинах вертикальной стенки. Для этого же района (р. Яварусйоки) приводился и ранее (Halonen, 1996). R. — Обычен в прилегающих странах Фенноскандии.

* *Collema furfuraceum* (Arnold) Du Rietz. — На стволах осин, иногда рябин, редко на голом или замшелом каменистом субстрате. 7: прибрежный кустарничковый елово-березовый лес (1965, А. Домбровская, № 145). 5: подножье г. Юкспор, ельник, 430 м над ур. м. (1962, А. Домбровская, № 14). 11: низовье ручья Пюхякуру, старый разнотравный ельник (1972, А. Домбровская, № 30); ущелье Пюхякуру, ельник травяный на берегу небольшого озерка, группа осин на склоне ущелья среди каменистых россыпей, скалы (№ 9863, 9881, 98196, 98200, 1998). 10: приморские скалы, на мхах в трещине скалы (№ 9842, 1998). — Довольно обычен в прилегающих странах Фенноскандии. ККШ.

C. glebulentum (Nyl. ex Cromb.) Degel. — 11: ущелье Пюхякуру, разнотравный березняк, на голой вертикальной стенке скалы. Для этого же района (ущелье Туорускуру, водопад Янисконгас) указывался и ранее (Degelius, 1954). I. — Единично на юге Карелии; единично на севере Финляндии; обычен в Швеции и Норвегии. ККФ.

C. nigrescens (Huds.) DC. — На стволах осин. 11: ущелье Пюхякуру, разнотравный ельник на берегу ручья, осинник на склоне ущелья; р. Онтонйоки, кустарничково-моховый березняк. Для этого же района (гора Юлмойва) был известен и ранее (Degelius, 1954). Был найден также на северо-западе: система р. Паз, берег оз. Куэтсъявр (Räsänen, 1943). R. — Единично на севере Финляндии и Карелии; в Швеции отсутствует в самых южных и самых северных районах, во всех районах Норвегии. ККК, ККФ, ККШ.

C. polycarpon Hoffm. — 11: р. Онтонйоки, вертикальная скалистая стенка среди березово-елового леса на берегу, на голом и замшелом каменистом субстрате. Ранее приводился для северо-запада области: система р. Паз, оз. Сальмиярви (Räsänen, 1943) и п-ов Средний (Дудорева, Ахти, 1996); а также для Хибин (Трасс и др., 1963). I. — Довольно обычен в прилегающих странах Фенноскандии. ККК.

Endocarpon psorodeum (Nyl.) Th. Fr. — 11: скалы Хирвеакаллио, лишайниково-кустарничковый березняк на берегу, камень, стоящий у воды, на голой и замшелой каменистой горизонтальной поверхности. Ранее указывался там же (Halonen, 1996). V. — На юге и севере Карелии; единично в южных и центральном районах Финляндии; центральные районы Швеции. ККК, ККФ, ККШ.

Fuscopannaria leucophaea (Vahl) P. M. Jorg. — На почве, замшелом каменистом или древесном субстрате во влажном затенении. 5: к югу от Хибин, верховье Черной речки, скалы. 11: ущелье Пюхякуру, р. Кутсайоки, оз. Пюхяярви, оз. Юрхямяярви, водопад Янисконгас, на скалах и в лесах. Ранее приводился для северо-запада: окр. пос. Печенга, гора Парккинстунтури (Vainio, 1881; Räsänen, 1943); Хибин (Трасс и др., 1963) и Кандалакшского залива Белого моря: Порья губа (Nylander, 1866). I. — Обычен в прилегающих странах Фенноскандии.

Graphis scripta (L.) Ach. — 11: ущелье Пюхякуру, травяный ельник на берегу ручья, на стволе ольхи. Ранее был собран там же (Halonen, 1996). R. — Южные районы Карелии; южные и центральные районы Швеции; южные районы Норвегии, единично в центральном; в Финляндии отсутствует в самых северных районах.

Hypocenomyce friesii (Ach.) P. James et Gotth. Schneid. — На горелой древесине. 11: ушелье Пюхякуру березняк; первое безымянное ущелье к юго-западу от ущелья Пюхякуру, ельник. Для этого же района (гора Пилкавара) был указан ранее (Halonen, 1996). Известен с северо-запада: система р. Паз, гора Калкупя (Räsänen, 1943) и юга области: долина р. Умба, оз. Пончозеро (Vainio, 1934). I. — Довольно обычен в прилегающих странах Фенноскандии.

Hypogymnia vittata (Ach.) Parrique. — На голом и замшелом каменистом субстрате. 11: ущелье Пюхякуру, оз. Ниваярви, водопад Янисконгас, скалы. Ранее указывался для этого района (Ahlner, 1937; Halonen, 1996). Кроме того, известен с северо-запада: окр. г. Кола; севера: окр. сел Воронье и Гаврилово; северо-востока: мыс Орловский; востока: нижнее течение р. Поной и окр. с. Сосновка (Kihlman, 1891); из Хибин (Трасс и др., 1963), Лапландского заповедника (Пушкина, 1960), окр. с. Ловозера (Kihlman, 1891); юго-востока: долина р. Варзуга (Савич, 1914). R. V. T. — Обычен в прилегающих странах Фенноскандии.

Leptogium cyanescens (Rabenh.) Körb. — На замшелых основаниях стволов осин. 11: ущелье Пюхякуру, разнотравный ельник на берегу небольшого озерка; низовье ручья Пюхякуру, разнотравный ельник с примесью осин. Ранее вид указывался там же (Halonen, 1996), а также из долины р. Тумча: окр. пос. Алакуртти; окр. с. Ковдозера и долины р. Иова (Дудорева, Ахти, 1996). R. — Довольно обычен в прилегающих странах Фенноскандии. ККФ.

Lobothallia melanaspis (Ach.) Hafellner. — Обычно на голой горизонтальной поверхности камней. 2: камни, стоящие в воде возле берега реки. 3: западный склон г. Лавна-тундра, озеро у подножия горы, камень, стоящий в воде. 4: старое русло реки у водопада Падун, скальные обнажения. В этом районе указывался ранее для п-ова Средний (Räsänen, 1943). 11: оз. Юрхямяярви, водопад Янисконгас, камни, стоящие в воде; там же отмечался и ранее (Ahlner, 1937; Halonen, 1996). — Южные районы Карелии; довольно обычен в Финляндии, Швеции и Норвегии.

Melanelia exasperata (De Not.) Essl. — 11: оз. Вуориярви, травяный осинник на берегу озера, на стволе осины. Ранее указывался там же (Halonen, 1996). Ранее приводился для северо-запада: к северо-западу от г. Никель, окр. пос. Луостари, и к юго-западу от пос. Лиинахамари, гора Трифонанвара (Räsänen, 1943). R. — Южные районы Карелии; обычен в Финляндии, Швеции и Норвегии.

M. exasperatula (Nyl.) Essl. — 11: второе безымянное ущелье к юго-западу от ущелья Пюхякуру, травяный ельник на берегу ручья, на стволе осины. Для этого района (гора Янисвара, оз. Вуориярви) указывался и ранее (Ahlner, 1937; Halonen, 1996). R.—Южные районы Карелии; довольно обычен в Финляндии, Швеции и Норвегии.

Omphalina hudsoniana (Jenn.) Bigelow. — На торфянистой почве, мхах, песчанистом грунте. 6: гора Песцовые Кейвы, кустарничково-лишайниковая выбитая тундра; возвышенность Шуурурта, ерниковая кочковатая тундра. 11: ущелье Пюхякуру, замшелый камень на дне ущелья, влажное затенение. Для этого района (оз. Ниваярви) был указан и ранее (Halonen, 1996). Приводится с северо-запада области: система р. Паз, р. Куверпериййоки и оз. Сальмиярви (Räsänen, 1943), а также с севера: о. Кильдин и окр. г. Полярный (Савич, 1930). R. — Довольно обычен в прилегающих странах Фенноскандии. ККК.

Parmeliella triptophylla (Ach.) Müll Arg. — На коре на основаниях стволов лиственных и хвойных пород деревьев, реже на замшелом каменистом субстрате. 11: оз. Юрхямяярви, прибрежный кустарничковый березняк; ущелье Пюхякуру, скалы; оз. Пюхяярви, осинник на берегу. Для этого же района (водопад Янисконгас, р. Яварусйоки) был указан и ранее (Ahlner, 1937; Halonen, 1996). Приводился также для северо-запада: система р. Паз, оз. Куэтсъявр и окр. пос. Печенга, гора Парккинатунтури (Räsänen, 1943). I. — Обычен в прилегающих странах Фенноскандии.

Peltigera collina (Ach.) Schrad. — 11: ущелье Пюхякуру, наклонная скалистая стенка и дно ущелья, на голом и замшелом каменистом субстрате в затенении. Ранее был собран там же (Ahlner, 1937). Указывался для северо-запада области: система р. Паз, оз. Куэтсъявр (Räsänen, 1943). R. — В Карелии единично на юге и севере; довольно обычен в Финляндии, Швеции и Норвегии.

P. frippii Holt.-Hartw. — На замшелом каменистом субстрате. 2: лишайниково-кустарничковый сосняк, выходы горных пород. 6: р. Сухая в среднем течении, прибрежные скалы. 11: ущелье Пюхякуру, каменистая россыпь; оз. Ниваярви, прибрежные скалы. Для этого района (ущелье Курсуоянкуру) был отмечен и ранее (Vitikainen, 1994). I. — В Финляндии — единично на севере; в Норвегии обычен.

P. horizontalis (Hunds.) Baumg. — 11: скалы Хирвеакаллио, кустарничковый березняк на берегу озера, на замшелом камне. 13: опушка леса и приморского луга (1958, Н. Парфентьева, гербарий Кандалакшского заповедника, KPABG). Ранее приводился для Хибин (Трасс и др., 1963) и Лапландского заповедника (Пушкина, 1960). R. — Южные районы Карелии и Финляндии; восточные районы Швеции; южные и центральные районы Норвегии.

P. lepidophora (Vain.) Bitter. — На почве, мхах, мелкоземе. 8: прибрежный кустарничковый березняк. 5: южные склоны горы Юкспор, обочина старой зарастающей дороги; северо-восточные склоны горы Вудъяврчорр, скалы в горнотундровом поясе, ок. 700 м над ур. м.; долина р. Гольцовой в среднем течении, травяно-кустарничковый березняк на берегу небольшого пересохшего озерка. 11: ущелье Пюхякуру, скалы, водопад Янисконгас, скалистый берег, поросший березняком. Для этого района (скалы Хирвеакаллио, оз. Риекинламмит) указывался и ранее (Ahlner, 1937; Auer, 1943; Halonen, 1996). 10: приморские скалы. Ранее приводился для северо-запада: система р. Паз, озер Куэтсъявр и Пороярви (Ahlner, 1937; Räsänen, 1943). R. — Довольно обычен в прилегающих странах Фенноскандии.

Phaeophyscia ciliata (Hoffm.) Moberg. — 11: оз. Вуориярви, осинник травяно-кустарничковый на берегу, на стволе осины. Ранее был известен с северо-запада: долина р. Паз, водопад Колттаконгас (Räsänen, 1943); востока: мыс Орловский (Kihlman, 1891) и юга: долина р. Иова (Nylander, 1866). R. — Довольно обычен в прилегающих странах Фенноскандии.

P. endococcina (Körb.) Moberg. — На голом каменистом субстрате. 6: р. Сухая, камни на берегу. Ранее (Halonen, 1996) указывался для Кутсы (водопад Туорускongас). I. — Обычен в прилегающих странах Фенноскандии.

* *P. detersa* (Nyl.) Poelt. — На голом и замшелом каменистом субстрате на вертикальной скалистой стенке. 6: р. Сухая, прибрежные скалы (1997, № 97112, 97115). 10: приморские скалы (1998, № 9831). — Довольно обычен в прилегающих странах Фенноскандии. Собран Чильманом в 1892 г. (H) на юге, в окр. пос. Умба (T. Ahti, устное сообщение).

Pilophorus cereolus (Ach.) Th. Fr. — На голом каменистом субстрате. 2: около 20 км к западу от поселка, сосняк-беломошник, выходы горных пород на берегу небольшого озерка. Для этого района (система р. Паз, к югу от оз. Питкяярви, гора Кораблекк) был указан ранее (Räsänen, 1943). 6: р. Сухая, ниша между камнями на берегу реки. 11: ущелье Пюхякуру, каменистая россыпь. Для этого района (ущелье Туорускуру, скалы Хирвеакаллио, оз. Риекинламмит) приводился и ранее (Halonen, 1996). 12: сосняк кустарничковый, камень на берегу озера. — Довольно обычен в прилегающих странах Фенноскандии.

Psora rubiformis (Ach.) Hook. — На мхах и прослойке почвы в трещинах скалистых стенок, каменных глыб. 5: гора Вудъяврчорр: Южное сквозное ущелье, скалы; северо-восточные склоны, скалы в горно-тундровом поясе, ок. 700 м над ур. м. 9: скалы среди молодого сосняка. 11: оз. Ниваярви, прибрежные скалы; оз. Юрхямяярви, каменные глыбы на берегу; водопад Янисконгас, верхняя поверхность камней, стоящих наполовину в воде, для этого района (оз. Пюхяярви, оз. Сювясалми, скалы Хирвеакаллио) указывался и ранее (Ahlner, 1937; Halonen, 1996). R. — Единично в центральных и северных районах Финляндии; нередок в Швеции и Норвегии. ККФ.

* *Xanthoparmelia conspersa* (Ach.) Hale. — 10: приморские скалы, на голой вертикальной поверхности скалы южной экспозиции (1998, № 984). R. — Довольно обычен в прилегающих странах Фенноскандии.

X. somloënsis (Gyeln.) Hale. — На голой и замшелой каменистой поверхности. 11: ущелье Пюхякуру, скалы; водопад Янисконгас, прибрежные скалы; оз. Пюхяярви, скалы на берегу. Для этого района (оз. Вуориярви) указывался и ранее (Ahlner, 1937). R. — Довольно обычен в Карелии и Швеции; в Финляндии нередок в южных районах, на севере — единично; южные районы Норвегии.

Большинство найденных видов не являются редкими в прилегающих странах Скандинавии. Редкость нахождения их в Мурманской обл. объясняется достаточно слабой изученностью территории, в частности из-за трудности определения в полевых условиях.

Причина редкой встречаемости может заключаться в приуроченности вида к определенному типу субстрата. В списке присутствует несколько видов, предпочитающих наличие кальция в субстрате: *Catapyrenium daedaleum, C. lachneum, Cladonia symphycarpa, Collema polycarpon.* Нитрофильными видами, поселяющимися на прибрежных скалах в местах отдыха или гнездования птиц, являются *Candelariella arctica* и *Lobothallia melanaspis*. Преимущественно или исключительно на осинах найдены *Collema furfuraceum, C. nigrescens, Melanelia exasperata, M. exasperatula, Phaeophyscia ciliata*.

Для некоторых видов решающим фактором распространения является граница ареала. Многие виды находятся на пределе распространения: южном (*Candelariella arctica*) и северном (*Cetrelia olivetorum, Cladonia parasitica, Graphis scripta, Leptogium cyanescens, Melanelia exasperata, M. exasperatula, Peltigera horizontalis, Xanthoparmelia conspersa, X. somloënsis*).

Кустистый лишайник *Cetraria muricata* и листоватый *Hypogymnia vittata*, видимо, просматриваются в сборах из-за внешнего сходства с близкими, широко распространенными видами.

И наконец, естественно редкие виды, для которых низкая численность или редкая встречаемость являются нормой. К ним относятся: *Cetrelia olivetorum, Collema nigrescens, Endocarpon psorodeum, Psora rubiformis*.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность за верификацию образцов, предоставленные материалы и консультации Т. Ахти, О. Витикайнену, С. Хейдмарссону, М. П. Журбенко; Н. А. Константиновой, И. В. Блиновой за ценные замечания и рекомендации в работе над рукописью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Домбровская А. В. Конспект флоры лишайников Мурманской области и северо-восточной Финляндии. Л., 1970. 118 с.

Дудорева Т. А., Ахти Т. Т. Редкие виды макролишайников Мурманской области // Нов. сист. низш. раст. 1996. Т. 31. С. 109—113.

Журбенко М. П. Род *Cetraria* // Определитель лишайников России. СПб., 1996. Вып. 6. С. 41—43.

Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1995. 286 с.

Макаревич М. Ф. Род *Candelariella* // Определитель лишайников СССР. Л., 1971. Вып. 1. С. 274—281.

Пушкина Н. М. Лишайники и мхи Лапландского заповедника // Тр. Лапландского гос. заповедника. М., 1960. Вып. 4. С. 189—248.

Савич В. П. Лишайники, собранные К. В. Регелем на Кольском полуострове в 1911—1913 годах // Тр. СПб. Общ-ва естествоисп. 1914. № 5. С. 44—45.

Савич В. П. Lichenotheca Rossica. 1930. Decas III. N 23, 26, 27.

Трасс Х., Мяги Ю., Пярн С. Макролишайники Хибинского горного массива // Уч. зап. ТГУ. Тарту, 1963. Т. 193. Тр. по ботанике. Вып. 6. С. 130—146.

Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т. Предварительный список лишайников Карелии и обитающих на них грибов. Петрозаводск, 1997. 100 с.

Ahlner S. Flechten aus Nordfinnland // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. 1937. Vol. 9. N 1. P. 1—47.

Aronsson M., Hallingbäck T., Mattson J.-E. (eds). Rödlistade växter i Sverige (Swedish Red Data Book of Plants). Uppsala, 1995. 272 p.

Auer A. V. Lisatietoja jakalien levinneisyydesta Suomessa (Beitrage zur Kenntnis der Verbereitung der Flechten in Finnland) // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. 1943. Vol. 18. N 13. P. 51—77.

Degelius G. The lichen genus *Collema* in Europe // Symb. Bot. Uppsalienses. Uppsala, 1954. Vol. 13. N 2. P. 1—499.

Hakulinen R. Die Flechtengattung *Candelariella* Müller Argoviensis // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. 1954. Vol. 27. N 3. P. 1—127.

Halonen P. Lichens of the former Kutsa Nature Reserve // Oulanka Reports. Oulu, 1996. Vol. 16. P. 63—68.

Kihlman (Kairamo) A. O. Neue Beitrage zur Flechten — Flora der Halb-Insel Kola // Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 1891. Vol. 18. P. 41—59.

Laurila M. Addenda ad floram Fenniae lichenologicam // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. 1940. Vol. 15. P. 1—16.

Nylander W. Lichenes Lapponiae orientalis // Not. Sällsk. F. Fl. Fenn. Förh. Helsingfors, 1866. Vol. 8. P. 101—192 (1882); sep. Prodromi Lichenographiae Scandinaviae supplementum. Lichenes Lapponiae orientalis (1866).

Rassi P., Kaipiainen H., Mannerkoski I., Ståhls G. (eds). Uhanalaisten eläinten ja kasvien seurantatoimikunnan mietintö. (Report on the Monitoring of Threatened Animals and Plants in Finland). Komiteanmietintö. Helsinki, 1991. Vol. 30. P. 1—328.

Räsänen V. Petsamon jäkäläkasvisto (Die Flechtenflora von Petsamo) // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. 1943. Vol. 18. N 1. P. 1—110.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

Tønsberg T., Gauslaa Y., Haugan R., Holien H., Timdal E. The threatened macrolichens of Norway // Sommerfeltia. 1995. Vol. 23. P. 1—258.

Vainio E. A. Adjumenta ad lichenographiam Lapponiae fenniceae atque Fenniae borealis // I. Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 1881. Vol. 6. P. 77—102.

Vainio E. A. Lichenographia Fennica // Acta Soc. Fauna et Fl. Fenn. IV. 1934. Vol. 57. N 2. P. 1—506.

Vitikainen O. Taxonomic revision of *Peltigera* (lichenized Ascomycotina) in Europa // Acta Bot. Fennica. 1994. Vol. 152. P. 1—96.

Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Lommi S., Ulvinen T. Checklist of lichens and allied fungi of Finland // Norrlinia. 1997. Vol. 6. 123 p.

SUMMARY

New localities of 33 lichen species, rare and interesting for the Murmansk Region, are cited. 26 species are proposed to include in the regional Red Data Book. *Cetrelia olivetorum, Collema furfuracea, Physconia detersa, Xanthoparmelia conspersa* are recorded in the region for the first time.

УДК 581.2:46 (893.6)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 12

© Л. В. Волкова

ТЕРАТЫ ЦВЕТКА У *HERACLEUM DISSECTUM* (*APIACEAE*)

L. V. VOLKOVA. FLOWER TERATISM IN *HERACLEUM DISSECTUM* (*APIACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Поступила 17.02.1999
Окончательный вариант получен 16.03.2001

Обнаружен экземпляр *Heracleum dissectum*, у которого все цветки в соцветии оказались тератами. Описывается 3 вида терат: зеленоцветковость с превращением околоцветника и гинецея в листовидное образование, с пролиферацией семязачатков, с пролиферацией оси цветка. Распределение видов терат в зонтичках коррелирует с распределением разнокачественных цветков (обоеполых, «женских» и «мужских») у нормальных растений *H. dissectum*. Вероятно, причиной данного тератологического случая является локальное химическое загрязнение местообитания.

Ключевые слова: гинецей, семязачаток, терата, пролиферация.

В литературе сведения о тератах у зонтичных оказались крайне скудными. Имеется лишь несколько работ, в которых описываются примеры аномального развития у зонтичных (Александров, Первухина, 1952; Первухина, 1953, 1962; Тихомиров, 1958; Басаргин, 1973). В упомянутых работах авторы привлекают данные тератологии для решения некоторых вопросов морфологии зонтичных, в частности вопроса о происхождении завязи. Этот вопрос представлял значение для выяснения филогенеза зонтичных и оставался дискуссионным на протяжении почти полутора столетий (Первухина, 1962). В настоящее время эта проблема в целом разрешена, тем не менее предлагаемый материал, по-видимому, может представлять определенный интерес для специалистов.

В данном сообщении приводится описание интересного случая аномальных, тератогенно измененных цветков у борщевика рассеченного *Heracleum dissectum* Ledeb., представителя обширного подсемейства зонтичных *Apioideae* (сельдерейные). Аномальный экземпляр борщевика рассеченного был обнаружен при обследовании черневых лесов Салаирского кряжа на крупнотравной поляне у обочины проселочной дороги (окр. с. Б. Натальевка Тисульского р-на Кемеровской обл.). Растение имело нормальные для данного вида размеры и привлекло внимание необычным видом верхушечного соцветия. Абсолютно все цветки в зонтике были видоизменены.

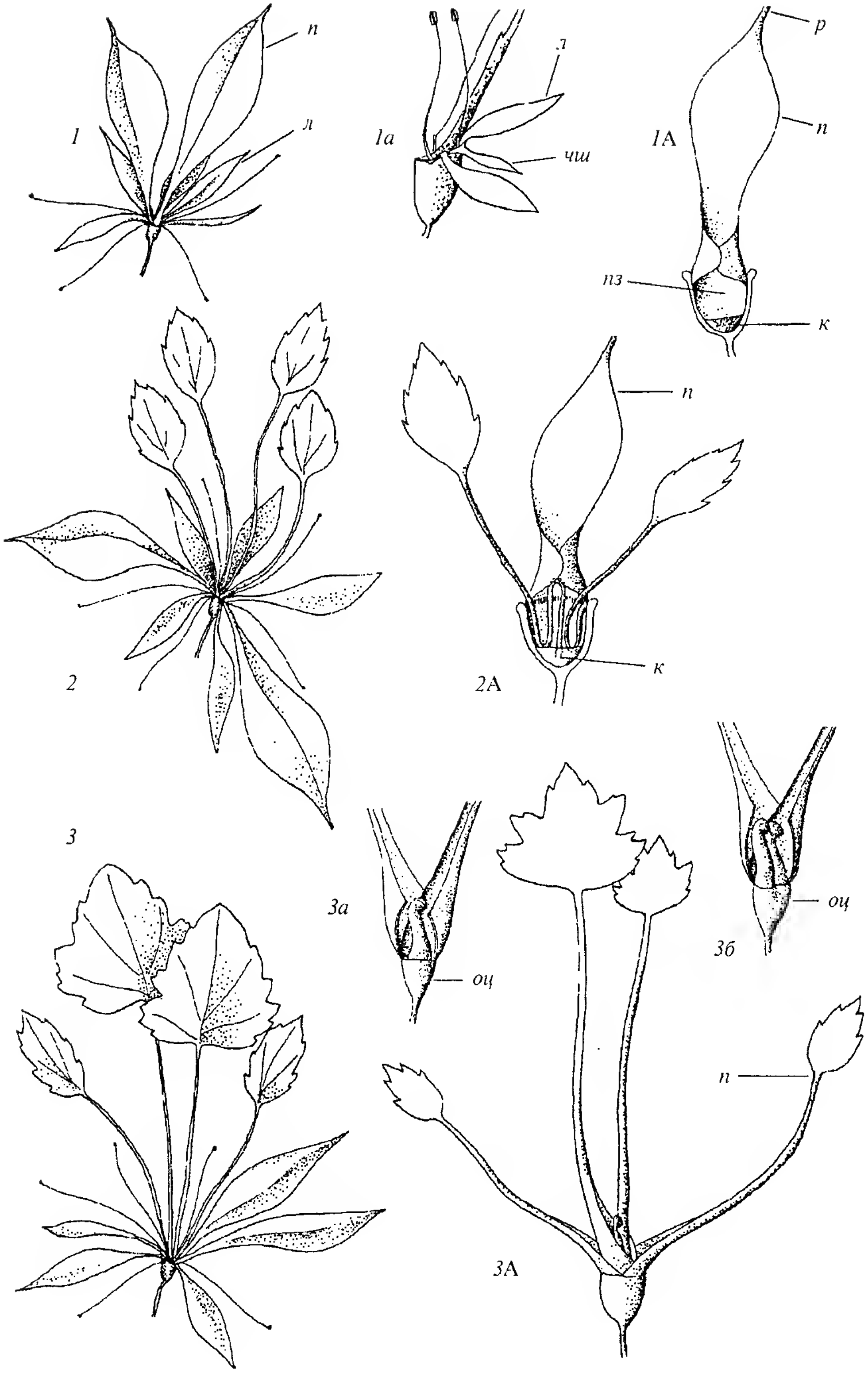
Нормально развитый цветок борщевика рассеченного имеет типичное для подсемейства строение. Околоцветник 5-членный, чашечка с короткими, но хорошо заметными зубцами. Венчик раздельнолепестный, с более или менее выемчатыми на верхушке лепестками, которые чередуются с тычинками. Гинецей синкарпный, из 2 плодолистиков. Пестик имеет 2 столбика, в основании которых развивается железистый диск, исполняющий роль нектарника. Завязь нижняя, 2-гнездная; в каждом гнезде развивается по одному семязачатку.

В соцветии обнаруженного нами экземпляра борщевика лепестки цветков и плодолистики превращены в зеленые листовидные органы (см. рисунок, *1—3*). «Лепестки» у всех цветков одинакового размера, ланцетные, цельнокрайные, на верхушке заостренные, опушенные (на рисунке опушение, как и жилкование органов, не показано) и правильно чередуются с тычинками нормального вида. Чашечка, как правило, нормальных размеров, с хорошо заметными жилками. Зубцы чашечки редуцированы до едва заметных желтовато-окрашенных бугорков. Удалось обнаружить единичные цветки, у которых 1—2 зубца чашечки также изменены в листовидные органы, по размеру уступающие «лепесткам» (см. рисунок, *1а*). Изменений в андроцее, по крайней мере морфологически явных, не отмечено — тычинки имеют обычные размеры и нормально развитые пыльники. Такое строение околоцветника и андроцея сохраняется во всем зонтике.

По характеру видоизменений в гинецее различаются 3 типа цветков. У большинства цветков плодолистики развиваются как крупные листовидные органы, в верхней части уплощенные, иногда по краю крупнозубчатые (см. рисунок, *1*, 1А, *2*, 2А); кончик такого плодолистика часто булавовидно утолщен и имеет светло-коричневую окраску, что, по-видимому, можно рассматривать как следы рыльца. Непосредственно над полостью завязи, над местом отхождения наружных органов цветка, плодолистики образуют смыкающиеся, но не сросшиеся лопасти, по краям пленчатые (см. рисунок, 1А, 2А). Внутри завязи, в нижней ее трети, обнаруживается полупрозрачная перепонка, образующая своеобразный «карман» со стороны каждого плодолистика, по-видимому, результат частичного срастания плодолистиков по брюшному шву (по границе между перепонками цветок легко разъединяется на 2 части). В полости завязи у одних цветков отсутствуют какие-либо образования (см. рисунок, *1*, 1А), у других обнаруживаются настоящие листья — на удлиненных черешках, с яйцевидными, по краю крупнозубчатыми листовыми пластинками (см. рисунок, *2*, 2А). Обычно таких листьев 4 — по 2 в каждой половине цветка. Один лист отрастает из области перегородки, образующей «карман», другой берет начало в верхней части бокала завязи, чуть ниже зоны прикрепления наружных органов цветка.

Известно, что у зонтичных в каждом гнезде завязи изначально закладываются по 2 семязачатка, один из них затем абортируется (Первухина, 1950; Тихомиров, 1961). Характер отрастания описанных листьев в аномальных цветках этого типа соответствует расположению семязачатков в завязи нормально развивающегося цветка. Данный тип терат, вероятно, относится к пролиферации семязачатков.

Цветки третьего типа из обнаруженных аномалий внешне выглядят как розетка настоящих длинночерешковых листьев, окруженная кольцом листовидно измененных лепестков (иногда и чашелистиков), чередующихся с тычинками нормального вида (см. рисунок, *3*). Чашечка такого цветка частично редуцирована, по размеру почти вдвое меньше нормальной. При удалении органов околоцветника и тычинок обнаруживается, что «розетка» образована листьями различного облика и происхождения


1
п
л
1а
л
чш
1А
р
п
пз
к
2
п
2А
к
3
3а
оц
3А
п
3б
оц

(см. рисунок, 3А). Два нижних листа по размерам и форме листовой пластинки сходны с листьями, описанными в предыдущем случае. Они расположены супротивно и расширенными основаниями своих удлиненных черешков охватывают ось цветка, на которой развивается типичный розеточный побег. Очевидно, что эта пара листьев представляет собой видоизменение плодолистиков. Листья розеточного побега по размерам и форме сходны с листьями ювенильных особей. На момент наблюдений побеги имели по 2 полностью развернувшихся листа и зачаточный (см. рисунок, 3А, *3а*). Подобный тип терат, видимо, следует рассматривать как пролиферацию оси цветка. Попадаются цветки, в которых таких зачаточных листьев два. Они не вложены друг в друга, как это происходит в розеточном побеге, а оба расположены на оси цветка (см. рисунок, *3б*). По-видимому, в данном случае наблюдается ветвление цветочной оси.

3 типа описанных терат гинецея обнаруживаются в пределах одного простого зонтичка, причем в их распределении наблюдается определенная закономерность. Цветки первого типа, с «пустой» завязью (см. рисунок, *1*), сосредоточены в центре зонтичков, в средней части располагаются цветки с пролиферацией семязачатков (см. рисунок, *2*), а по периферии зонтичков располагаются цветки с пролиферированной осью (см. рисунок, *3*). Такое распределение терат определенно связано с разнокачественностью цветков в соцветии, характерной для многих *Apiaceae*. Цветки большинства зонтичных морфологически гермафродитны, но у многих видов наряду с обоеполыми цветками регистрируются функционально однополые: «женские» (со стерильными тычинками) и «мужские», бесплодные (со стерильными пестиками). По данным К. Г. Ткаченко (1985), у борщевика рассеченного зонтички верхушечного соцветия содержат все 3 типа цветков. Преимущественно это обоеполые цветки (89.7%), но отмечаются и «мужские» (9.9%), причем последние локализуются в центре зонтичков. Кроме того, у зонтичных существует разнокачественность и среди плодущих цветков в зависимости от их положения в зонтичке. На примере культурных и дикорастущих зонтичных показано, что в семенах, формирующихся во внутренних частях зонтичка, быстрее происходит развитие зародыша (формируются более крупные семена, с более высокой всхожестью) (Грушвицкий и др., 1963). Предполагается, что эти различия связаны с различиями питания семян.

Учитывая локализацию и строение терат гинецея первого типа, можно предположить, что они представляют собой метаморфоз «мужских», бесплодных цветков, а 2 других типа терат следует рассматривать как метаморфозы обоеполых и «женских» цветков, нарушение развития которых произошло на разных стадиях дифференциации в них апикальных меристем. Судя по характеру терат органогенез во внутренних частях зонтичка происходит быстрее, чем на периферии.

Превращение органов цветка в листоподобные образования рассматривают как свидетельства фолиарной природы этих органов. Но если листовое происхождение чашечки или плодолистиков мало кем оспаривается, то лепестки покрытосеменных в большинстве случаев производят от тычинок (Тахтаджян, 1954; Тутаюк, 1969). Только для некоторых примитивных семейств (магнолиевых, бадьяновых, а также более продвинутых — лютиковых и др.) признается листовое происхождение лепестков или же двоякий их генезис в результате преобразования как верховых листьев побега, так и стерилизованных тычинок (Имс, 1964). Что касается представителей зонтичных, то В. Н. Тихомиров (1958), например, описывает аномальные экземпляры гирчи (*Selinum carvifolia*), у которых наблюдалось петалоидное превращение тычинок, причем различные стадии этого превращения можно было наблюдать в пределах

Тераты цветков у *Heracleum dissectum* Ledeb.

Внешний вид цветков: *1*, *1а* — листовидное преобразование органов околоцветника и плодолистиков; *2* — цветки с пролиферацией семяночек; *3* — цветки с пролиферацией цветковой оси. Схема внутреннего строения цветков соответствующих типов — 1А, 2А, 3А (цветки в разрезе). *3а*, *3б* — основание пролиферированной оси цветков, часть влагалищ верхних листьев розеточного побега удалена. *к* — «карман», образованный частичным срастанием плодолистиков; *л* — лепесток; *оц* — ось цветка; *п* — плодолистик; *пз* — полость завязи; *р* — следы рыльца; *чш* — чашелистик.

пределах одного цветка. Д. Д. Басаргин (1973) у борщевиков Дальнего Востока наблюдал листовидное превращение лепестков, аналогичное описанному выше для борщевика рассеченного (при этом у борщевика мелендорфа оно сопровождалось редукцией тычиночных нитей). Вероятно, в пределах семейства *Apiaceae* у разных видов происхождение лепестков различно. Для видов рода *Heracleum*, по мнению Д. Д. Басаргина, более вероятно фолиарное происхождение органов цветка, в том числе и лепестков, что подтверждают и наши данные. Листовая природа лепестков у видов *Heracleum* может быть отражением древности рода в пределах семейства. Борщевик рассеченный относят к наиболее древней секции рода (Сацинерова, 1977).

В нашем примере обращает на себя внимание то, что все цветки в соцветии имеют тычинки нормального строения. Это можно объяснить, по-видимому, не столько относительной консервативностью андроцея, сколько воздействием фактора, вызвавшего аномальное развитие растения, которое произошло после дифференциации андроцея. Для многих растений показано, что в процессе органогенеза дифференциация тычинок происходит несколько раньше, чем других органов цветка (Куперман, Ржанова, 1963).

Явления пролиферации различных частей гинецея достаточно широко распространены в природе и демонстрируют принципиально неограниченную деятельность апикальных меристем цветка. У разных видов активные апикальные меристемы обнаруживаются в семязачатках, плаценте, оси цветка и даже в рыльцах пестиков, а их локализация связана с особенностями строения гинецея конкретных видов (Тутаюк, 1969). При пролиферации семязачатков чаще образуется цветочная, реже вегетативная почка или листья (Рыжков, 1941; Тутаюк, 1969). В аномальных цветках *Selinum carvifolia* В. Н. Тихомиров (1958) наряду с нормальными семязачатками обнаружил также и листовидно измененные. Наш пример интересен тем, что пролиферации подвергаются все 4 семязачатка, закладывающиеся в цветке. При нормальном развитии растения два из них считаются стерильными и обычно абортируются, причем происходит это на очень ранней стадии формирования цветка (Первухина, 1950).

Осевая пролиферация гинецея — широко распространенное явление. Наблюдается в различных семействах, особенно часто у розоцветных, сложноцветных, луков. При пролиферации оси цветка обычно образуется новый цветонос, завершающийся новым цветком или соцветием (Федоров, 1958; Тутаюк, 1969). При этом может наблюдаться ветвление цветочной оси, что описано для *Geum rivale* И. И. Коноваловым (1948), а Р. М. Пивоваровой (1950) отмечено при вирусном повреждении черной смородины. Подобные факты исследователи рассматривают как доказательства справедливости взглядов на цветок как метаморфизированный листоносный побег, сохраняющий свойства побега, в частности способность к ветвлению (Коновалов, 1948; Тутаюк, 1969).

«Позеленение» цветков, разнообразные видоизменения их органов, пролиферации частей гинецея связывают с воздействием фитопатогенных факторов, вирусов, механических повреждений или суммы подобных воздействий (Котт, 1941; Рыжков, 1941). Перечисленные аномалии наблюдаются и при особо пышном развитии растений, часто в культуре, т. е. как следствие изменения режима минерального питания (Коновалов, 1948; Панкова, 1950).

При повреждении растений фитофагами обычно обнаруживаются следы такого повреждения. Для вирусных заболеваний характерна различная поврежденность органов в цветках и цветков в соцветиях, как это показано для гирчи (Тихомиров, 1958) или смородины (Пивоварова, 1950). Учитывая характер терат у борщевика рассеченного (однотипность изменений околоцветника, отсутствие изменений в андроцее, явное соответствие изменений в гинецее типам «нормальных» цветков в зонтичках), можно предположить, что воздействие тератогенного фактора произошло на определенном этапе органогенеза и имело локальный, кратковременный характер. Поскольку описываемый экземпляр обнаружен у обочины проселочной дороги, наиболее вероятно предположить, что причиной развития описанного комплекса аномалий могло быть, например, случайное загрязнение растения или почвы под ним химическими веществами.

Многолетний опыт изучения биологии дикорастущих видов зонтичных убеждает в том, что аномальные явления в семействе распространены шире, чем об этом можно судить по литературе. У таких видов, как сныть обыкновенная, володушка золотистая, дудник лесной, часто наблюдается формирование простого зонтичка вместо цветка, по-видимому, в результате пролиферации цветочной оси. У володушки и борщевика рассеченного достаточно обычно появление аномальных, «трехгранных» плодов, формирование которых может происходить в результате срастания (фасциации) нескольких цветков. У борщевика рассеченного число таких плодов в верхушечных соцветиях может достигать 10%. Аналогичную терату описывает у борщевиков Д. Д. Басаргин (1973). Примеры линейной фасциации стебля приходилось наблюдать у володушки — в результате травматического повреждения побегов. А у ребороплодника уральского радиальная фасциация стеблей, по-видимому, вообще довольно обычное явление. При этом стебли растений заметно утолщены, границы верхушечного соцветия размыты, побеги обогащения беспорядочно отрастают в верхней части стебля. Возможно, что случаи аномального развития у зонтичных просто не замечаются исследователями, так как часто они не искажают общего облика растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Первухина Н. В. К физиологической трактовке структурного развития завязи и плода зонтичных (на примерах родов *Heracleum* и *Scandix*) // Тр. БИН АН СССР, 1952. Сер. 7. Вып. 3. С. 5—47.

Басаргин Д. Д. О некоторых морфологических аномалиях у борщевиков (*Heracleum moellendorffii* и *H. dulce*) Дальнего Востока // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 5. С. 697—700.

Грушвицкий И. В., Агнаева Е. Я., Кузина Е. Ф. О разнокачественности зрелых семян моркови по величине зародыша // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 10. С. 1484—1489.

Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.

Коновалов И. Н. Материалы к выяснению морфологической сущности явлений пролификации // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 5. С. 496—509.

Копп С. А. Позеленение цветов, пролификация и фасциация у одуванчика обыкновенного (*Taraxacum officinale* Wigg.) // Советская ботаника. 1941. № 4. С. 96—99.

Куперман Ф. М., Ржанова Е. И. Биология развития растений. М., 1963. 423 с.

Панкова И. А. К вопросу о тератологических образованиях у *Primula sinensis* Lindl. // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 6. С. 581—594.

Первухина Н. В. К вопросу о природе завязи зонтичных // Докл. АН СССР. 1950. Т. 75. № 5. С. 749—752.

Первухина Н. В. Завязь зонтичных и новые факты для выяснения ее природы // Бот. журн. 1953. № 2. С. 185—205.

Первухина Н. В. Природа нижней завязи зонтичных и некоторые вопросы «теории цветка» // Тр. БИН АН СССР. 1962. Сер. 7. Вып. 5. С. 31—45.

Пивоварова Р. М. Тератологические изменения в цветках при махровости черной смородины // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 6. С. 95—601.

Рыжков В. Л. Позеленение цветка с точки зрения механики развития // Бот. журн. 1941. Т. 26. № 2—3. С. 128—138.

Сациперова И. Ф. Особенности онтогенеза у видов рода *Heracleum* L. флоры СССР // Растительные ресурсы. 1977. Т. 13. № 3. С. 435—449.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. 214 с.

Тихомиров В. Н. Тератология и проблема происхождения завязи зонтичных // Научн. докл. высш. школы. Сер. биол. Биол. науки. 1958. № 3. С. 124—130.

Тихомиров В. Н. К вопросу о происхождении плода зонтичных // Морфогенез растений. М., 1961. Т. 2. С. 478—480.

Ткаченко К. Г. Семенная продуктивность и качество семян некоторых видов рода *Heracleum* L., интродуцированных в Ленинградскую область // Растительные ресурсы. 1985. Т. 21. № 3. С. 309—407.

Тутаюк В. Х. Тератология цветка. Баку, 1969. 112 с.

Федоров А. А. Тератология и формообразование у растений // Комаровские чтения XI. М.; Л., 1958. 28 с.

SUMMARY

The specimen of *Heracleum dissectum* L. with all teratic flowers in the inflorescence was found. Three kinds of teratism are described: (1) chloranthy, (2) chloranthy combined with ovule proliferation and (3) chloranthy combined with floral axis proliferation. The arrangement of the different teratism kinds within umbellulas correlates with the arrangement of different flowers (bisexual, «female» and «male») in umbellulas of normal *H. dissectum* plants. This case of teratism was probably resulted from a local chemical pollution.

УДК 581.331.2 : 582.948.2 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 12

© С. В. Овчинникова

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ РОДА *CRANIOSPERMUM* (*BORAGINACEAE*)

S. V. OVCHINNIKOVA. PALYNOMORPHOLOGY OF THE GENUS *CRANIOSPERMUM* (*BORAGINACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Поступила 15.02.2000

Изучены с помощью светового (СМ) и сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) пыльцевые зерна 6 видов рода *Craniospermum*. Для всех видов данные СЭМ приводятся впервые. Выявлено 2 типа пыльцевых зерен: 3-бороздно-оровые и 3-поровые. Пыльцевые зерна видов рода *Craniospermum* наиболее близки к исходным типам пыльцы внутри сем. *Boraginaceae*, следовательно, трибу *Craniospermeae* следует считать примитивной наряду с трибой *Lithospermeae*.

Ключевые слова: *Boraginaceae*, *Craniospermum*, СЭМ, пыльцевые зерна, ора, пора, борозда, поверхность экзины.

Представители рода *Craniospermum* Lehm. — Черепосемянник — многолетние дерновинные травы, распространенные в полупустынно-степной полосе Центрального Казахстана, юга Сибири, Монголии и Северного Китая от 42 до 55 ° с. ш. Первая система рода *Craniospermum* была изложена М. Г. Поповым (1953а) во «Флоре СССР» и состояла из 2 секций и 4 видов. Небольшой, но очень своеобразный род *Craniospermum* на основе комплекса морфологических признаков был выделен Поповым в самостоятельную трибу *Craniospermeae* (DC.) M. Pop. Однако положение и родственные отношения этой трибы в системе сем. *Boraginaceae* Juss. до сих пор остаются спорными (Аветисян, 1956; Григорьев, 1964). После всестороннего изучения морфологии эремов нами была предложена новая система рода (Овчинникова, 2000), состоящая из 3 секций, 2 подсекций, 2 рядов и 6 видов.

Изучение пыльцевых зерен отдельных родов обширного сем. *Boraginaceae* проводилось многими исследователями, в том числе и с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) (Grau, Schwab, 1982; Мехакян, 1983; Miller, Nowicke, 1989; Попова, Земскова, 1990). Палиноморфологические признаки представителей бурачниковых используются для установления эволюционных взаимоотношений на уровне видов, родов и триб (Аветисян, 1956; Аветисян, Мехакян, 1980; Попова, Земскова, 1995), а также для определения степени родства таксонов (Nowicke, Skvarla, 1974; Земскова, Попова, 1991). Однако для рода *Craniospermum* были изучены пыльцевые зерна только одного вида *C. subvillosum* Lehm. с помощью светового микроскопа (СМ) (Аветисян, 1956). В связи с этим нами было предпринято изучение морфологии пыльцевых зерен всех представителей рода *Craniospermum* с помощью СМ и СЭМ с целью построения схемы эволюционных связей видов внутри рода и взаимоотношений с другими родами сем. *Boraginaceae*.

Материал и методика

Материалом для работы послужили образцы пыльцы, отобранные в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), Томского гос. университета (ТК) и Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS и NSK). Сухие пыльники с пыльцой крепились на металлический цилиндр с помощью клея «super glue» и напылялись в вакууме золотом. Затем просматривались на СЭМ модели JSM-35. Съемка проводилась при увеличении ×3000—4000 для описания внешнего вида пыльцевых зерен и при ×10 000 для описания структуры поверхности экзины и строения апертуры. При описании пыльцевых зерен, изучавшихся в СЭМ, измерение проводили по масштабной линейке, указанной на каждой микрофотографии. Пыльца для светового микроскопирования обрабатывалась по ацетолизному методу (Аветисян, 1950). Съемку проводили на узкую мелкозернистую пленку при увеличении ×1000 в положении с полюса и экватора с помощью микрофотонасадки к микроскопу МБИ-11, измерения в выборках по 20 пыльцевых зерен выполняли окуляр-микрометром. Для подтверждения константности морфологического строения пыльца исследовалась у растений из различных частей ареала. Фотографирование пыльцевых зерен под СМ было выполнено В. Ф. Тарасевич (БИН РАН).

При описании пыльцевых зерен всех изученных образцов учитывались следующие признаки: форма, очертания и размеры пыльцевых зерен (величина полярной оси и экваториального диаметра); расположение, очертание, длина и поверхность борозды, оры или поры; структура поверхности экзины пыльцевых зерен и апертуры. При этом использовали терминологию, принятую в работах Л. А. Куприяновой, Л. А. Алешиной (1967) и Т. Н. Поповой, Е. А. Земсковой (1990, 1995). Описания иллюстрированы микрофотографиями пыльцевых зерен в положении с полюса и экватора и поверхности экзины.

Результаты и их обсуждение

В результате проведенного исследования в роде *Craniospermum* выявлены пыльцевые зерна 2 типов: 3-бороздно-оровые широкоэллипсоидальные или почти шаровидные и 3-поровые сплющенно-сфероидальные, в очертании с полюса округлые или округло-треугольные. Пыльцевые зерна у всех видов крупные и средних размеров: полярная ось (п. о.) 22.3—49 мкм, экваториальный диаметр (э. д.) 17.1—36.3 мкм, оры расположены по экватору, у большинства видов хорошо развиты, эллиптические, выпуклые, 8.6—18 мкм дл. и 5.2—10.9 мкм шир. Борозды узкие или широкие, иногда заостренные на концах, 20.6—36.4 мкм дл. Концы борозд смыкаются на полюсах, реже свободные. Поверхность экзины мелкобугорчатая, иногда с мелкими перфорациями.

Ниже дана характеристика пыльцевых зерен всех видов рода, расположенных по системе, изложенной ранее (Овчинникова, 2000).

Секция *Craniospermum*

Представлена видом *C. subvillosum:* Бурятия, оз. Байкал, Баргузинский залив, мыс Святой Нос, 1987, № 741, Н. Ковтонюк и др. (NSK); Северо-восточное побережье оз. Байкал, р. Шумилиха, 1967, В. Моложников (NSK).

Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, широкоэллипсоидальные, в очертании с полюса слабо 3-лопастные, с экватора широкоэллиптические. П. о. 40.4—45.0 мкм, э. д. 30.9—36.3 мкм, борозды широкие, не смыкающиеся на полюсах, 35.0—36.4 мкм дл., оры эллиптические, выпуклые, 16.5—18 мкм дл. и 7.2—10.9 мкм шир. Поверхность экзины мелкобугорчатая. Поверхность оры ареолированно-бугорчатая (табл. I, *1, 2;* III, *1—3*).

Е. М. Аветисян (1956) при описании пыльцевых зерен этого вида указала, что борозды соединяются между собой на полюсе, а поверхность экзины охарактеризовала как мелкоямчатую. На микрофотографиях, сделанных с помощью СЭМ, хорошо видно, что борозды не смыкаются на полюсах, а поверхность экзины мелкобугорчатая. Подобное несоответствие между данными световой микроскопии и СЭМ наблюдается и в роде *Onosma* L. (Земскова, Попова, 1991).

Секция *Leucolachnos* Ovczinnikova

Представлена видом *C. canescens* DC.: Алтай, по р. Тобогош, притоку р. Чуи, 1832, А. Бунге (LE).

Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, в очертании с полюса округлые, с экватора широкоэллиптические. П. о. 30—31 мкм, э. д. 24.3—29.6 мкм; борозды в области экватора широкие, на концах заостренные, смыкающиеся на полюсах, 29.5—30 мкм дл.; оры почти округлые, выпуклые, 8.6—9.0 мкм дл., 6.8—7.9 мкм шир. Поверхность экзины слабо бугорчатая сглаженная. Поверхность оры комковато-мелкобугорчатая (табл. I, *3, 4;* III, *6—8*).

C. canescens был выделен нами из секц. *Craniospermum* в самостоятельную секц. *Leucolachnos* на основании особого строения эремов. Признаки пыльцевых зерен подтверждают правильность такого разделения. *C. canescens* отличается от предыдущего вида отчетливо выраженным синкольпом борозд на полюсах, очертанием и размерами ор.

Секция *Diploloma* (Schrenk) M. Pop.

Подсекция *Floccosa* Ovczinnikova

Представлена видом *C. subfloccosum* Krylov: Алтай, Нарымский хр., около Катон-Карагая, 1901, П. Крылов (TK).

Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора эллиптические. П. о. 30—33.3 мкм, э. д. 20.1—23.4 мкм, борозды широкие, смыкающиеся на полюсах, 29.8—31.5 мкм дл. Оры эллиптические, 9.0—10.0 мкм дл., 7.0—8.0 мкм шир. Поверхность экзины равномерно бугорчато перфорированная (табл. I, *5, 6;* III, *10—13*; IV, *1*).

C. subfloccosum рядом авторов (Попов, 1953а; Камелин, 1998) практически не отделяется от *C. canescens*. По строению эремов он близок другим видам, принадлежащим секц. *Diploloma*. Однако отличается опушением листьев (короткими мягкими прижатыми волосками, образующими войлочек), строением венчика (долихоморфный, без бугровидного вздутия в зеве), величиной пыльников (до 2.3 мм дл.), почему и был выделен в подсекц. *Floccosa*. *C. subfloccosum* выделяется и по морфологии пыльцы. П. з. отличаются: вытянутой формой — полярная ось значительно превышает экваториальный диаметр; широкоэллиптическим очертанием оры, а также строением поверхности экзины.

Подсекция *Diploloma* (Schrenk) Ovczinnikova

Представлена 3 видами.

C. echioides (Schrenk) Bunge: Казахстан, Чингиз-Тау, горы Кзыл-жал, 1958, В. Голоскоков (LE); Юго-западная Монголия, хр. Байтаг-Богдо, 1979, И. Губанов (LE).

Пыльцевые зерна 3-поровые, сфероидальные или сплющенно-сфероидальные, в очертании с полюса округло-треугольные, с экватора широкоэллиптические или округлые. П. о. 22.3—27.9 мкм, э. д. 17.1—19.9 мкм. Поры хорошо развитые, овальные, вогнутые, 10.11—11 мкм дл. и 7.0—7.8 мкм шир. Наряду с редукцией борозд произошло изменение формы ор или теперь уже пор, т. е. они оказались вытянутыми не по полярной оси, а по экваториальной. Поверхность экзины бугорчатая. Поверхность поры ареолированно-бугорчатая. Края поры ровные (табл. II, *1, 2;* III, *4, 5, 9, 18;* IV, *2*).

C. mongolicum Johnst.: Монголия, Гоби, Алтай, 80 км от г. Алтай, 1975, О. Журба (MW); Северо-западная часть хр. Аджи-Богдо, 1977, Е. Волкова и др. (LE).

Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, шаровидные, в очертании с полюса слабо 3-лопастные, с экватора округлые. П. о. 30—34.6 мкм, э. д. 25.3—27.6 мкм. Борозды широкие, на концах заостренные, не смыкающиеся на полюсах, 26.4—30.8 мкм дл. Оры эллиптические, 12.3—12.6 мкм дл., 5.2—7.7 мкм шир., плоские с утолщенным краем. Поверхность экзины и поверхность оры неравномерно-бугорчатая (табл. II, *3, 4;* III, *14—17;* IV, *3, 4*).

C. tuvinicum Ovczinnikova: Тува, Куртушибинский хр., 1980, Д. Шауло, М. Данилов (NS); Тува, Уюкский хр., с. Сесерлиг, 1986, Д. Шауло, Е. Щепникова (NS).

Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, в очертании с полюса слабо 3-лопастные, почти округлые, с экватора широкоэллиптические. П. о. 26.8—30 мкм, э. д. 21.6—25.9 мкм; борозды узкие, смыкающиеся на полюсах, 20.6—27.7 мкм дл. Оры овальные, выпуклые 10.7—11 мкм дл., 6.2—7.2 мкм шир. Поверхность экзины бугорчатая, поверхность оры комковато-бугорчатая (табл. II, *5, 6;* III, *19—22;* IV, *5*).

Признаки пыльцевых зерен представителей рода *Craniospermum* еще раз показывают, что морфологические различия череносемянников достаточно велики, что соответствует таксономическим категориям ранга секции или подсекции. Среди череносемянников нет замещающих видов, которые могли бы составить видовые ряды вследствие относительно недавнего обособления видов. Выделение почти всех видов в отдельные монотипные секции и подсекции свидетельствует о том, что дивергенция их произошла очень давно, в неогене, а в некоторых случаях, возможно, и в палеогене. Вот что пишет об этом Попов: «Можно не сомневаться в том, что видообразовательные процессы в Прибайкалье разыгрывались в неогене, в обстановке пустыни и полупустыни, т. е. имели общий для Древнего Средиземноморья характер; мы находим в этой флоре такие реликты древнесредиземноморской неогеновой флоры, как бурачниковые роды *Craniospermum* и *Stenosolenium*, близкородственные более западным пустынным родам Древнего Средиземноморья — *Diploloma* и *Arnebia*» (Попов, 1953б: 94). Под родом *Craniospermum* Попов понимал прибайкальский вид *C. subvillosum,* а под родом *Diploloma* вид *C. echioides* (Schrenk) Bunge.

Как показали флорогенетические исследования, ранние древесные типы бурачниковых возникли в среднем мелу в условиях влажных тропиков, где и теперь они наиболее распространены (Доброчаева, 1981; Попов, 1983). В неогеновое время (в конце миоцена и плиоцене) на основе палеогеновых флор в связи со снижением температуры и влажности в области Древнего Средиземноморья сформировалась специфическая древнесредиземноморская флора, отличающаяся специализированными типами растений. Именно здесь бурачниковые представлены ксерофитными многолетниками или однолетними травами, отличающимися от тропических древесных типа кордиевых и от тропическо-субтропических эретиевых и гелиотропиевых.

На территории Северной Азии наиболее древней пыльцой покрытосеменных растений в нижнемеловых отложениях считается 3-бороздная или 1-бороздная (Хлонова, 1985). Дальнейшая эволюция пыльцевых типов, выразившаяся в усложнении бороздных апертур в результате образования в центре их дополнительных отверстий: пор и ор, привела к появлению 3-бороздно-поровых и 3-бороздно-оровых пыльцевых зерен (Куприянова, 1966).

На основании изучения 216 представителей семейства бурачниковых Австисян (1956) пришла к заключению, что среди 22 типов пыльцевых зерен наиболее простым строением обладают 3-бороздно-оровые пыльцевые зерна, у которых выявлены примитивные признаки: несомкнутые на полюсах концы борозд, слабо дифференцированные оры в них; негладкие мембраны ор и борозд, почти не отличающиеся от общей поверхности экзины. Такие зерна встречаются сравнительно редко. Все остальные типы пыльцевых зерен бурачниковых можно рассматривать как дальнейшую специализацию 3-бороздно-оровых пыльцевых зерен в процессе приспособительной эволюции. В редких случаях эволюция шла в сторону редукции борозд, вследствие чего появились пыльцевые зерна, имеющие лишь поры прорастания, они наблюдались среди тропических подсемейств. В эволюции пыльцевых зерен семейства последние представляют лишь особые небольшие линии. Например, у *Beureria succulenta* Jacq. (подсем. *Ehretioideae* Guerke) и у некоторых видов рода *Cordia* L. (подсем. *Cordioideae* Guerke) пыльцевые зерна 3-поровые (Miller, Nowicke, 1989). Однако у остальных родов этих 2 подсемейств преобладают пыльцевые зерна с чередующимися 3-оровыми и 3-безоровыми бороздами или 3-бороздно-оровые. В эволюции поверхности экзины наблюдается тенденция к ее сглаживанию. Пыльцевые зерна со сложносетчатой, шиповатой или крупнозернистой поверхностью встречаются только у тропических подсемейств или же у более древних родов остальных подсемейств. Что касается эволюции формы пыльцевого зерна, то ее разнообразие в основном можно рассматривать как видоизменение эллипсоидальной формы. По предположению А. К. Мехакян (1983), в пределах рода *Onosma* L. пыльца сплющенно-сфероидальной формы является первичной. Такие же пыльцевые зерна характерны для представителей рода *Tournefortia* L. (Nowicke, Skvarla, 1974) из подсем. *Heliotropioideae* Guerke и для *Arnebia echioides* (L.) DC. из подсем. *Boraginoideae.*

На основании анализа типов пыльцевых зерен Аветисян (1956) предположила, что наиболее примитивной в подсем. *Boraginoideae* является триба *Lithospermeae* DC., так как пыльцевые зерна древних родов этой трибы 3—6-бороздно-оровые и наиболее близки к исходным предковым типам, имеющим 3-бороздно-оровые пыльцевые зерна. От них произошли остальные трибы с 6—10-бороздно-оровыми пыльцевыми зернами с различным расположением борозд и ор.

Анализ морфологических признаков пыльцевых зерен в роде *Craniospermum* показывает, что набором примитивных признаков обладают виды: *C. subvillosum* — с широко эллипсоидальными, крупными пыльцевыми зернами с 3 не сходящимися на полюсах широкими бороздами и крупными орами в них и *C. mongolicum* с шаровидными 3-бороздно-оровыми пыльцевыми зернами, имеющими также широкие, не сходящиеся на полюсах борозды, некрупные эллипсоидальные оры и неравномерно бугорчатую поверхность экзины. Более продвинутыми являются *C. subfloccosum, C. canescens* и *C. tuvinicum* с эллипсоидальными пыльцевыми зернами, имеющими отчетливо выраженный синкольп борозд и крупные хорошо выраженные оры в них. Особое место среди изученных видов занимает вид *C. echioides,* имеющий 3-поровый тип пыльцевых зерен. У него наряду с редукцией борозд произошло изменение формы ор или теперь уже пор, т. е. они оказались вытянутыми не по полярной оси, а по экваториальной. По набору морфологических признаков листьев, цветка и плода он близок к *C. mongolicum,* поэтому эти виды были выделены в отдельную подсекцию *Diploloma.* В соответствии с точкой зрения Аветисян (1956) об эволюции семейства 3-поровый тип пыльцевых зерен представляет особую небольшую (слепую) линию эволюции. Полная редукция борозд пыльцевых зерен, как у *C. echioides,* по-видимому, явилась приспособлением растений к ксерофитным условиям среды. Таким образом, палинологические данные подтвердили справедливость выделения этого вида в самостоятельную подсекцию.

Мною установлено, что у представителей рода *Craniospermum* встречаются пыльцевые зерна 2 типов: 3-бороздно-оровые и 3-поровые. Из анализа литературных данных по пыльце бурачниковых ясно, что подобные типы являются наиболее примитивными и характерны для некоторых представителей тропических кордиевых и эретиевых, а также для древнесредиземноморских видов *Onosma* из трибы литоспермовых. Полученные данные по морфологии пыльцевых зерен подтверждают правильность выделения рода *Craniospermum* в самостоятельную трибу *Craniospermeae.* Эту трибу следует считать примитивной наряду с трибой *Lithospermeae,* так как пыльцевые зерна видов рода *Craniospermum* наиболее близки к исходным типам пыльцы внутри сем. *Boraginaceae.*

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке интеграционного гранта «Структурно-динамическая организация и методология устойчивого использования биологического разнообразия Сибири» СО РАН-97-№ 17.

Считаю своим долгом выразить благодарность В. Ф. Тарасевич за помощь и ценные замечания при подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М. Упрощенный ацетолизный метод обработки пыльцы // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 4. С. 385—386.

Аветисян Е. М. Морфология микроспор бурачниковых // Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР. 1956. Т. 10. С. 7—66.

Аветисян Е. М., Мехакян А. К. Описание микроспор всех родов, входящих в 7-й том // Флора Армении. Ереван, 1980. Т. 7. 292 с.

Григорьев В. Р. Метод анализа морфологического строя и его данные к построению системы семейства бурачниковые (*Boraginaceae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Орджоникидзе, 1964. 19 с.

Доброчаева Д. Н. О направлении морфогенеза бурачникоцветных (*Boraginales* Hutch.) по данным флорогенетических исследований // Пробл. эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. Киев, 1981. С. 86—100.

Земскова Е. А., Попова Т. Н. Палиноморфологическое исследование рода *Onosma* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1279—1291.

Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 240 с.

Куприянова Л. А. Апертуры пыльцевых зерен и их эволюция у покрытосеменных растений // Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М., 1966. С. 7—13.

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л., 1967. 85 с.

Мехакян А. К. Палиноморфология рода *Onosma* // Бот. журн. Армении. 1983. Т. 26. № 4. С. 324—330.

Овчинникова С. В. Система рода *Craniospermum* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 77—87.

Попов М. Г. Черепоплодник — *Craniospermum* Lehm. // Флора СССР. М.; Л., 1953а. Т. 19. С. 531—536.

Попов М. Г. О взаимоотношении леса (тайги) и степи в Средней Сибири // Бюл. МОИП, отд. биол. 1953б. Т. 58. Вып. 6. С. 81—95.

Попов М. Г. Опыт восстановления филогенетической истории семейства бурачниковых (*Boraginaceae* s. str.) на основе теоретических построений // Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Избр. тр. в 2-х ч. Киев, 1983. Ч. 2. С. 361—447.

Попова Т. Н., Земскова Е. А. Биосистематическое изучение видов группы *Suffruticosae* рода *Onosma* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 835—840.

Попова Т. Н., Земскова Е. А. Палиноморфологическое изучение некоторых видов семейства *Boraginaceae* (подсем. *Boraginoideae*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 10. С. 1—14.

Хлонова А. Ф. Появление и стратиграфические уровни основных типов меловой пыльцы покрытосеменных // Палиностратиграфия мезозоя и кайнозоя Сибири. Новосибирск, 1985. Вып. 620. С. 21—34.

Grau J., Schwab A. Mikromerkmale der Blüte zur Gliederung der Gattung *Myosotis* // Mitt. Bot. Staatssam. München, 1982. Bd 18. S. 9—58.

Miller J. S., Nowicke J. W. Sectional placement of some problematic *Cordia* species (*Boraginaceae*) // Syst. Bot. 1989. Vol. 14. N 3. P. 271—280.

Nowicke J. W., Skvarla J. J. A palynological investigation of the genus *Tournefortia* (*Boraginaceae*) // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61. N 9. P. 1021—1036.

SUMMARY

Pollen grains of six species of the genus *Craniospermum* were examined by scanning electron microscopy (SEM). The SEM data are obtained for the first time for all the species. Two pollen

types were revealed: 3-colporoidate and 3-porate. The pollen grains of *Craniospermum* are related most closely to the primary pollen types in *Boraginaceae* and in the dicotyledons on the whole, therefore the tribe *Craniospermeae* ought to be considered as a primitive along with the tribe *Lithospermeae*.

УДК 576.312.35/37:582.475.4:634.0.165.4

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 12

© Т. С. Седельникова, Е. Н. Муратова

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) С «ВЕДЬМИНОЙ МЕТЛОЙ», РАСТУЩЕЙ НА БОЛОТЕ

T. S. SEDELNIKOVA, E. N. MURATOVA. KARYOLOGICAL STUDIES OF «WITCHES'-BROOM» TYPE *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) FROM A BOG

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Красноярск

Поступила 12.07.1999
Окончательный вариант получен 07.08.2000

Изучены кариологические особенности сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с «ведьминой метлой» на олиготрофном болоте Томской обл. В диплоидном наборе содержится 24 хромосомы (2n = 24). Показано наличие миксоплоидности типа 24/36 и 24/48. В кариотипе выявлено 9 пар хромосом с вторичными перетяжками. По числу и особенностям локализации нуклеолярных локусов в хромосомах деревья с «ведьминой метлой» отличаются от типичных деревьев. Впервые для вида выявлены хромосомы с 6 вторичными перетяжками. Отмечены хромосомные нарушения. В интерфазных ядрах найдены необычные по форме ядрышки. Выявлены нарушения митоза: остаточное ядрышко в метафазе, мосты, отстающие хромосомы, с-митоз.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, «ведьмина метла», верховое болото, число хромосом, хромосомные нарушения, миксоплоидия, аномалии митоза, нуклеолярный локус, ядрышко.

Кариологическое изучение аномальных и редких форм сосны обыкновенной проводилось в Центральной и Южной России, Южном Забайкалье, Якутии, на Урале, в Западной Сибири (Буторина и др., 1974; Муратова, Сунцов, 1988; Муратова, 1991; Muratova, 1997b; Sedelnikova, 1998). Отмечена повышенная частота геномных и хромосомных мутаций у деревьев с нарушениями габитуса (карлики, полукарлики), опухолями и другими аномалиями по сравнению с нормальными растениями. Как правило, аномальные формы деревьев сосны обыкновенной имеют и другие отклонения — стерильную пыльцу (Третьякова, 1990), сниженную активность гормональных веществ и повышенный синтез ингибиторов (Федорова, Зражевская, 1983), высокую частоту нарушений в расщеплении аллелей (Ларионова, 1988). К редким и отклоняющимся формам относятся деревья с «ведьмиными метлами». «Ведьмины метлы» представляют собой шаровидные или овальные образования, состоящие из аномально укороченных побегов. Они развиваются из верхушечных, спящих или придаточных почек. У сосны обыкновенной «ведьмины метлы» могут достигать 2—3 м в диам. Морфологические особенности таких растений изучались разными авторами (Носков, Негруцкий, 1956; Петренко, 1960; Хиров, 1973; Waxman, 1975; Шульга, 1979; Мордась, Богомаз, 1983; Коровин, 1997; Седельникова, Муратова, 1999). Опыты по выращиванию сеянцев сосны, имеющих «ведьмину метлу», показали наследуемость этих признаков в потомстве (Хиров, 1973; Шульга, 1979).

Несмотря на проведенные ранее исследования (Буторина и др., 1974; Молотков и др., 1989), с цитологической точки зрения аномалии с «ведьмиными метлами» являются крайне слабо изученными. В задачу настоящей работы входило изучение кариологических особенностей у деревьев сосны обыкновенной с «ведьминой метлой», произрастающих у экологической границы обитания вида — на верховом болоте. Контролем являлись типичные болотные формы деревьев сосны, изученные нами ранее (Седельникова, Муратова, 1991; Муратова, Седельникова, 1993).

Материал и методика

Объектами исследования послужили 2 модельных дерева с «ведьмиными метлами», произрастающие в сосняке кустарничково-сфагновом Va—Vб классов бонитета на олиготрофном болоте Западной Сибири (Тимирязевский лесхоз Томской обл.). С этих деревьев был собран полный урожай шишек и проведено изучение морфологических признаков.

Кариологический анализ проводили на временных препаратах из меристематических тканей проростков семян по общепринятой для хвойных методике (Правдин и др., 1972) с собственными модификациями. В общей сложности изучено 107 проростков. Предфиксационная обработка проводилась 1%-м колхицином в течение 4—6 ч, фиксация — спиртово-уксусной смесью (3 : 1), окраска — ацетогематоксилином. Метафазные пластинки фотографировали с помощью микроскопа МБИ-6 при увеличении 10 × 90.

Морфометрические параметры хромосом сосны с верхового болота — абсолютная длина (L^a), относительная длина (L^r), центромерный индекс (I^c), были определены нами ранее (Седельникова, Муратова, 1991; Муратова, Седельникова, 1993). При выполнении настоящего исследования проводился анализ вторичных перетяжек. С этой целью на микрофотографиях измеряли плечи хромосом с вторичными перетяжками и вычисляли ее локализацию как процентное отношение расстояния от центромеры до перетяжки к длине плеча (sc). Для изучения ядрышек в интерфазных ядрах применяли методику окрашивания азотнокислым серебром (Муратова, 1995). Подсчет числа ядрышек проводили в 400 ядрах для типичных деревьев сосны на болоте и в 380 ядрах — для деревьев с «ведьминой метлой». Учет хромосомных аберраций проводили на стадиях метафазы и ана-телофазы.

Результаты и их обсуждение

В диплоидном наборе сосны обыкновенной типа «ведьмина метла» содержится 24 хромосомы ($2n = 2x = 24$) (рис. 1) в проростках отмечена миксоплоидия. Частота встречаемости триплоидных ($2n = 3x = 36$) и тетраплоидных ($2n = 4x = 48$) клеток варьировала от 8.4 до 83.3 % на проросток. Ранее при кариологическом изучении типичных деревьев сосны обыкновенной с верхового болота никаких изменений числа хромосом не было обнаружено (Седельникова, Муратова, 1991; Муратова, Седельникова, 1993). В этом заключается одно из отличий кариотипа типичных деревьев сосны от деревьев с «ведьминой метлой». Интересно отметить, что при изучении сосны обыкновенной с «ведьминой метлой» А. К. Буторина с соавт. (1974) наблюдали клетки с гипоанеуплоидным ($2n = 13$, 16, 22) и гаплоидным ($2n = 12$) числами хромосом.

В кариотипе сосны обыкновенной с верхового болота все хромосомы метацентрические; центромерный индекс хромосом XI—XII пар сдвинут в сторону субметацентричности. Отдельно идентифицируются только XI и XII пары хромосом. Их размеры составляют: для хромосом I—X — $L^a = 12.6 \pm 0.30$ мкм, $L^r = 4.5 \pm 0.10$ %, $I^c = 47.5 \pm 0.37$ %; XI — $L^a = 9.9 \pm 0.20$ мкм, $L^r = 3.5 \pm 0.06$ %, $I^c = 43.2 \pm 0.38$ %; XII — $L^a = 8.6 \pm 0.14$ мкм, $L^r = 3.0 \pm 0.04$ %, $I^c = 41.4 \pm 0.50$ % (Седельникова, Муратова, 1991, 1999; Муратова, Седельникова, 1993). У одного дерева наблюдались фрагменты с частотой встречаемости 0.9 %.

Многими авторами показано, что специфичность хромосомных наборов сосен проявляется прежде всего в различном количестве и особенностях локализации вторичных перетяжек (Pederick, 1970; Saylor, 1972; Бударагин, 1973; Абатурова. Вишняков, 1980; Абатурова, Шершукова, 1981; Муратова, 1983; Kalashnik, Starova, 1997; Muratova, 1997a, b). Вторичные перетяжки являются структурами, соответствующими ядрышкообразующим зонам или фибриллярным центрам (Челидзе, Зацепина, 1988). Фибриллярные центры и другие структурные компоненты ядрышка

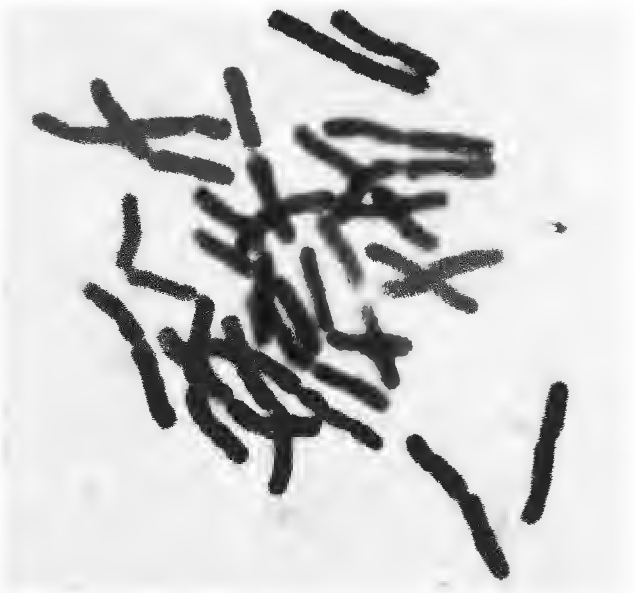


Рис. 1. Диплоидный набор сосны обыкновенной с «ведьминой метлой» на верховом болоте.
$2n = 2x = 24$. Окраска ацетогематоксилином.

ответственны за синтез рРНК и играют важную роль в белковом метаболизме клетки (Кикнадзе, 1972; Ченцов, 1984; Челидзе, 1985). Методами гибридизации in situ и FISH установлено, что у представителей родов *Pinus, Picea, Larix* в районах вторичных перетяжек локализованы гены 18 и 25-26S рРНК (Hizume et al., 1992, 1995; Brown et al., 1993; Lubaretz et al., 1996; Brown, Carlson, 1997).

У видов рода *Pinus* вторичные перетяжки локализованы в зоне 40—50 и 60—70 % расстояния от перетяжки до центромеры (Буторина и др., 1979; Muratova, 1997а; Седельникова, 1997). К «блокированным» зонам относятся участки плеча, расположенные на расстоянии 25—35 и 75—85 % от центромеры, за которыми расположены «запретные» зоны (Lima-de-Faria, 1976; Буторина и др., 1979).

Результаты изучения числа, локализации и частоты встречаемости вторичных перетяжек в хромосомах деревьев с «ведьминой метлой» представлены в таблице. В кариотипе сосны с «ведьминой метлой» вторичные перетяжки с частотой встречаемости выше 15 % выявлялись у 8 пар хромосом, входящих в состав неидентифицируемой группы. Перетяжки с частотой встречаемости ниже 15 % отмечены у 3 пар хромосом из этой же группы. Пара хромосом, занимающая по средним параметрам 1-е место, имеет по одной перетяжке на каждом плече — с локализацией $sc_1 = 43.7$ % на длинном плече и $sc_2 = 51.6$ % на коротком.

Две пары хромосом (II—III) имеют по 6 вторичных перетяжек на хромосому — 3 на длинном и 3 на коротком плечах. Эти перетяжки располагаются в проксимальной, дистальной и «запретной» зонах каждого плеча с локализацией: $sc_1 = 25.9$ %, $sc_2 = 39.4$ %, $sc_3 = 63.6$ %, $sc_4 = 26.2$ %, $sc_5 = 40.8$ %, $sc_6 = 64.8$ %. Одновременное функционирование нескольких ядрышкообразующих районов в одной хромосоме может быть связано с тем, что в организации 1 ядрышка принимает участие не 1 вторичная перетяжка, а несколько, а также со структурными перестройками этих участков, предположительно инверсиями или транслокациями (Nikoloff et al., 1978; Буторина, 1989). Образование вторичных перетяжек в «запретных» зонах, вероятно, может также обусловливаться перестройками.

Вторичные перетяжки отмечаются у IV и V хромосом набора с локализацией: $sc_1 = 61.8$ % и $sc_1 = 56.7$ %. У V пары дополнительно выявляются перетяжки в

Характеристика вторичных перетяжек у сосны обыкновенной с «ведьминой метлой» на верховом болоте

Номера хромосом	Локализация вторичной перетяжки на плечах хромосомы, %						Частота встречаемости, %					
	sc_1	sc_2	sc_3	sc_4	sc_5	sc_6	sc_1	sc_2	sc_3	sc_4	sc_5	sc_6
I	43.7 ± 0.81 длинное плечо	51.6 ± 1.34 короткое плечо	—	—	—	—	66.7	38.1	—	—	—	—
II—III	25.9 ± 1.09 длинное плечо	39.4 ± 0.81 длинное плечо	63.6 ± 0.88 длинное плечо	26.2 ± 1.17 короткое плечо	40.8 ± 1.46 короткое плечо	64.8 ± 1.81 короткое плечо	28.6	90.5	81.0	23.8	38.1	38.1
IV	61.8 ± 1.12 длинное плечо	—	—	—	—	—	38.1	—	—	—	—	—
V	56.7 ± 0.53 длинное плечо	76.9 ± 0.63 длинное плечо	59.8 ± 0.20 короткое плечо	71.0 ± 1.71 короткое плечо	—	—	85.7	14.3	9.5	14.3	—	—
VI	35.9 ± 1.31 длинное плечо	75.5 ± 0.45 короткое плечо	—	—	—	—	38.1	4.8	—	—	—	—
VII—X	Перетяжек нет											
XI	36.8 ± 2.89 длинное плечо	67.7 ± 1.53 длинное плечо	—	—	—	—	28.6	14.3	—	—	—	—
XII	36.9 ± 2.57 длинное плечо	60.1 ± 1.51 длинное плечо	—	—	—	—	19.0	19.0	—	—	—	—

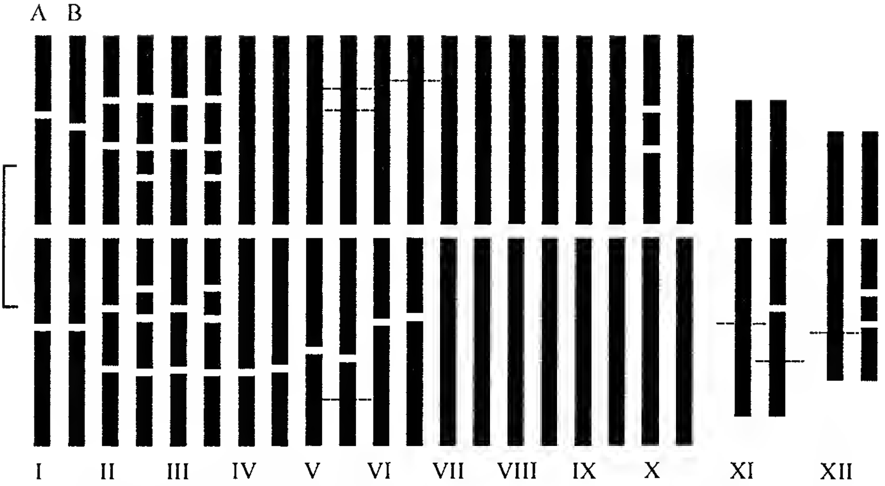


Рис. 2. Сравнительная идиограмма сосны обыкновенной с олиготрофного болота.

Пробелами обозначены вторичные перетяжки с частотой встречаемости свыше 15%, пунктирной линией — с более низкой частотой: *А* — типичные деревья, *В* — деревья с «ведьминой метлой»; I—XII — номера хромосом; масштабная линейка — 5 мкм.

медиальной ($sc_3 = 59.8$ %) и «запретной» ($sc_2 = 76.9$ и $sc_4 = 71.0$ %) зонах. Частота встречаемости этих перетяжек низкая. У VI пары хромосом вторичная перетяжка обычно отмечается в проксимальной зоне длинного плеча ($sc_1 = 35.9$ %). У VI пары хромосом с низкой частотой встречается перетяжка с локализацией $sc_2 = 75.5$ %.

Хромосомы VII—X пар перетяжек не имеют. У XI и XII пар хромосом по 2 вторичные перетяжки образуются на длинных плечах. Их локализация составляет: у XI пары $sc_1 = 36.8$ %, $sc_2 = 67.7$; у XII — $sc_1 = 36.9$ и $sc_2 = 60.1$ % (частота встречаемости последней перетяжки невысокая). Образование вторичных перетяжек у XI и XII пар хромосом сосны обыкновенной, нехарактерное для деревьев из типичных мест произрастания, отмечается у этого вида в экстремальных условиях Кольского п-ова, Сибири, Якутии (Абатурова, Вишняков, 1980; Абатурова, Шершукова, 1981; Муратова, Сунцов, 1988; Muratova, 1997b), в том числе у сосны на верховом болоте (Седельникова, Муратова, 1991).

При сравнении кариотипов типичных деревьев сосны с верхового болота, изученных нами ранее (Седельникова, Муратова, 1991), и растений с «ведьминой метлой» можно отметить, что расположение некоторых вторичных перетяжек в изученных хромосомных наборах совпадает, а расположение других — индивидуально. По результатам изучения частоты встречаемости и локализации вторичных перетяжек в кариотипах типичных деревьев и особей с «ведьминой метлой» построена их сравнительная идиограмма (рис. 2).

Сходную локализацию вторичных перетяжек на плечах I пары хромосом имеют типичные деревья (sc = 43.7 % на длинном плече и 58.3 на коротком) и деревья с «ведьминой метлой» (sc = 43.7 % на длинном плече и 51.6 на коротком). Вторичные перетяжки с одинаковой локализацией наблюдаются у II—III пар хромосом типичных деревьев (sc = 34.6 и 63.2 %, обе на длинном плече; sc = 41.8 и 64.5 %, обе на коротком плече) и деревьев с «ведьминой метлой» (sc = 39.4 и 63.6 % — на длинном плече; sc = 40.8 и 64.8 % — на коротком плече). В то же время перетяжки с локализацией sc = 25.9 % на длинном плече и sc = 26.2 % на коротком плече, выявленные в хромосомах растений с «ведьминой метлой», в кариотипе типичных деревьев отсутствуют.

Вторичная перетяжка в дистальном районе IV пары хромосом в выборке типичных деревьев (sc = 63.5 % на длинном плече) имеется также у деревьев с «ведьминой метлой» (sc = 61.8 % на длинном плече). Одинаковое расположение вторичных

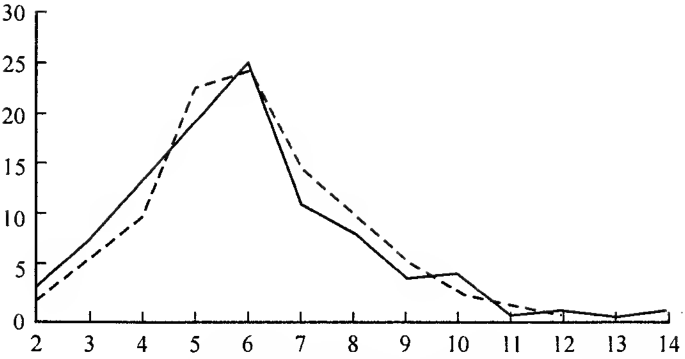


Рис. 3. Частота встречаемости ядрышек у типичных деревьев и деревьев с «ведьминой метлой» сосны обыкновенной на верховом болоте.

Сплошной линией обозначены деревья с «ведьминой метлой», пунктирной — типичные деревья. По оси абсцисс — число ядрышек, шт.; по оси ординат — частота встречаемости, %.

перетяжек наблюдается у V и VI пар хромосом в обеих выборках. Так, у V пары хромосом типичных деревьев и особей с «ведьминой метлой» перетяжка локализована в медиальной области плеча (sc = 53.7 и 56.7 % на длинных плечах). У VI пары хромосом перетяжка расположена в проксимальной области плеча как у типичных деревьев, так и у деревьев с «ведьминой метлой» (sc = 38.7 и 35.9 % соответственно). Однако у деревьев с «ведьминой метлой» у V пары хромосом дополнительно имеются вторичные перетяжки на длинном (sc = 76.9 %) и на коротком (sc = 59.8 и 71.0 %) плечах, а у VI пары — на коротком плече (sc = 75.5 %). Выявляются эти перетяжки с невысокой частотой и могут быть отнесены к нерегулярным.

Хромосомы VII—IX пар в обеих выборках перетяжек не имеют. Не зафиксированы вторичные перетяжки и у X пары хромосом деревьев с «ведьминой метлой», хотя у X пары хромосом типичных деревьев содержатся 2 постоянные перетяжки на коротком плече (sc = 41.2 и 60.8 %). XI и XII пары хромосом как типичных деревьев, так и растений с «ведьминой метлой» содержат вторичные перетяжки. У XI пары хромосом типичных деревьев перетяжка локализуется в медиальной области (sc = = 45.9 %, на длинном плече) и не совпадает с расположением перетяжек у XI пары хромосом деревьев с «ведьминой метлой» (sc = 36.8 и 67.7 %, на длинном плече). У XII пары хромосом в обеих выборках совпадает локализация только I перетяжки — sc = 66.2 и sc = 60.1 % на длинных плечах у типичных деревьев и деревьев с «ведьминой метлой». У растений с «ведьминой метлой» в этой паре хромосом имеется еще I перетяжка (sc = 36.9 %).

Анализ полученных данных показывает, что кариотип деревьев с «ведьминой метлой» болотной популяции сосны отличается от кариотипа типичных деревьев наличием дополнительных вторичных перетяжек у II—III, V—VI и XI—XII пар хромосом, локализованных в «запретных» зонах плеча и имеющих, возможно, мутантное происхождение. В хромосомном наборе растений с «ведьминой метлой» отсутствуют вторичные перетяжки у X пары хромосом, выявляемые в кариотипе типичных деревьев болотной популяции сосны обыкновенной.

Изучение ядрышек интерфазных ядер показало, что их число варьирует от 2 до 14 (среднее значение составляет 6.0 ± 0.11). Частота встречаемости ядрышек в интерфазных ядрах у сосны с «ведьминой метлой» и у типичных деревьев на болоте представлена на рис. 3. Наряду с ядрышками нормальной формы наблюдались необычные по морфологии ядрышки. Некоторые из них можно рассматривать как распадающиеся (рис. 4).

Известно, что различные морфологические типы ядрышек отражают интенсивность процессов биогенеза рибосом. При обычной функциональной нагрузке клеток скорость этих процессов постоянна, а структура ядрышек неизменна. Нарушение уровня синтеза рРНК при различного рода ингибировании или активации проявляется

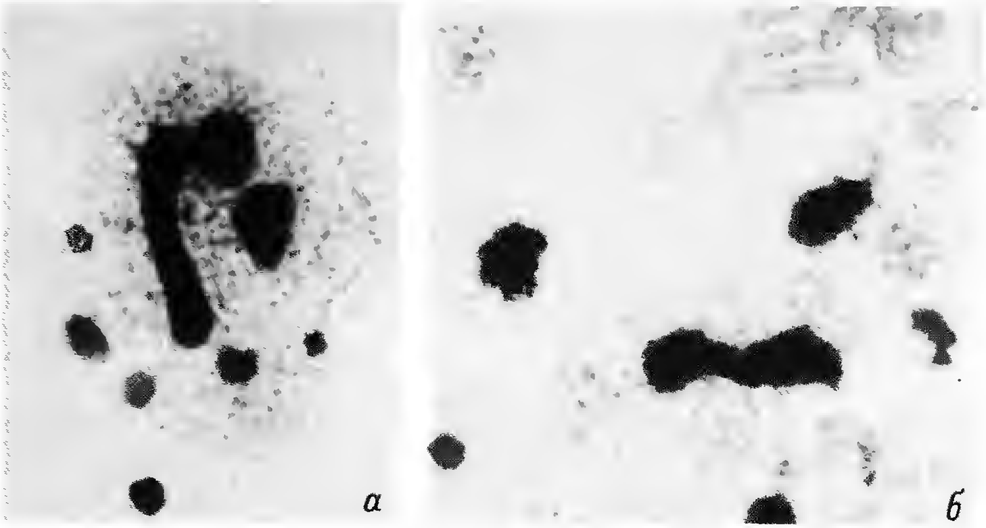


Рис. 4. Необычные формы ядрышек в интерфазных ядрах сосны обыкновенной с «ведьминой метлой».

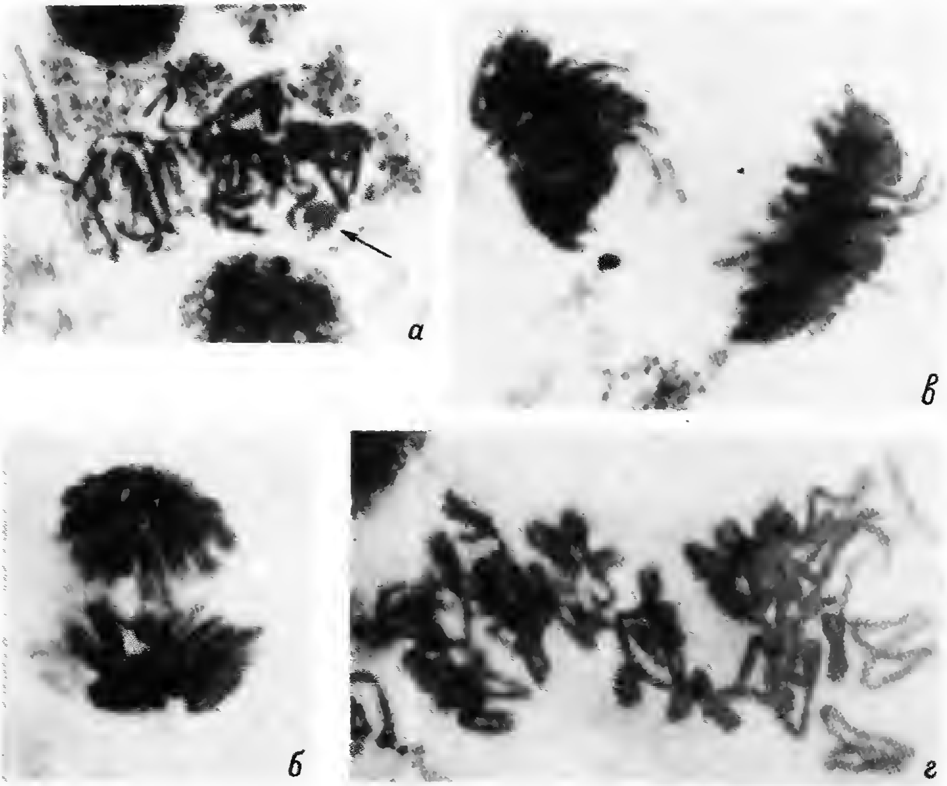


Рис. 5. Нарушения митотических делений у сосны обыкновенной с «ведьминой метлой».

а — остаточное ядрышко в метафазе (указано стрелкой); *б* — множественный мост в анафазе; *в* — отстающие хромосомы в анафазе; *г* — с-митоз.

в перестройках морфологии ядрышка (изменении соотношения его основных компонентов) и их функциональной активности. При этом становятся возможны взаимные структурные трансформации типов ядрышек, отражающие степень экспрессии рибосомных генов и уровень метаболизма клетки в целом (Челидзе, Заценина, 1988). Так, ядрышки кольцевидной формы, относящиеся к малоактивному типу, наблюдались у дуба черешчатого в зоне Чернобыльской АЭС (Буторина, Исаков, 1989).

Представляет интерес присутствие ядрышек в метафазе митоза, наблюдавшееся в клетках деревьев с «ведьминой метлой» (рис. 5, *а*). Подобные «остаточные ядрышки» отмечались у древесных растений в зоне Чернобыльской АЭС (Исаков и др., 1991; Butorina et al., 1997). Сохранение ядрышек в мета-телофазе митоза может быть обусловлено различными факторами, ингибирующими синтез белка (Hsu et al., 1964; Heneen, Nichols, 1966). Функционирование ядрышка в течение всего митотического цикла рассматривается как компенсаторный механизм клетки при супрессии генов в результате воздействия стрессовых факторов (Butorina et al., 1997).

Другие нарушения митоза у деревьев с «ведьминой метлой» представлены на рис. 5, *б—г*. Это мосты, отстающие и забегающие хромосомы, с-митоз. Частота встречаемости нарушений в метафазе составляет 10.5 %, в анафазе — ранней телофазе — 5.3 % от общего числа изученных клеток. Хромосомные и хроматидные мосты и отставания хромосом относятся к патологиям митоза, связанным с нарушениями синтеза ДНК и РНК, разрывом молекулы ДНК, а также с повреждением белкового компонента хромосом (Алов, 1965).

С-митоз (колхициновый митоз) является одной из форм патологии митоза, при которой митотический аппарат под воздействием статмокинетических ядов дезорганизуется. Статмокинетический эффект вызывает также глубокие нарушения клеточных компонентов, что позволяет высказать предположение об изменении процессов метаболизма клетки (Алов, 1975). Так, при развитии с-митоза наблюдаются изменения формы ядер, нарушение формирования ядрышек и их деформация (Herich, 1963; Dimitrov, 1966; Walne, 1967; Kiermayer, 1968).

Нарушения митоза у хвойных, в частности у сосны обыкновенной, выявлены возле северной и южной границ ареала вида (Муратова, Сунцов, 1988; Muratova, 1997b), в условиях промышленного загрязнения (Micieta, Murin, 1997; Шафикова, 1999), в зоне Чернобыльской АЭС (Butorina et al., 1997). По-видимому, экстремальные условия произрастания сосны обыкновенной на болоте способствуют цитологической нестабильности и могут стимулировать возникновение «ведьминых метел» у отдельных растений.

Выводы

В хромосомном наборе болотной формы сосны обыкновенной с «ведьминой метлой» содержится 24 хромосомы ($2n = 2x = 24$), в отдельных клетках имеется 36 ($2n = 3x = 36$) и 48 ($2n = 4x = 48$) хромосом.

Кариотип деревьев с «ведьминой метлой» отличается от кариотипа типичных деревьев наличием дополнительных вторичных перетяжек у II—III, V—VI и XI—XII пар хромосом, локализованных в «запретных» зонах плеча, и отсутствием перетяжек у X пары хромосом. Впервые для данного вида выявлены хромосомы с вторичными перетяжками.

В интерфазных ядрах растений с «ведьминой метлой» наблюдались необычные по морфологии ядрышки.

В метафазе митоза у деревьев с «ведьминой метлой» наблюдаются «остаточные ядрышки». Другие нарушения митоза представляют собой мосты, отстающие хромосомы, с-митоз.

Выявленные кариологические особенности и цитологические нарушения могут быть связаны с возникновением «ведьминых метел» у сосны обыкновенной в экстремальных условиях олиготрофных болот.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проекты № 96-15-98060 и 98-04-03078.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатурова Г. А., Вишняков А. А. Кариотип лапландской сосны // Цитология и генетика. 1980. Т. 14. № 4. С. 36—40.

Абатурова Г. А., Шершукова О. П. Кариологическая характеристика популяций сосны обыкновенной в азиатской части СССР // Цитология и генетика. 1981. Т. 15. № 1. С. 18—22.

Алов И. А. Патология митоза // Вестн. АМН СССР. 1965. № 11. С. 58—66.

Алов И. А. Колхициновый митоз // Итоги науки и техники. Цитология. Т. 2: Митотическое деление клетки. М., 1975. С. 173—189.

Бударагин В. А. Анализ кариотипов изолированных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Северном и Центральном Казахстане // Генетика. 1973. Т. 9. № 9. С. 41—52.

Буторина А. К. Факторы эволюции кариотипов древесных // Успехи соврем. биол. 1989. Т. 108. Вып. 3 (6). С. 342—357.

Буторина А. К., Белозерова М. М., Пожидаева И. М. и др. Значение кариологических исследований для эффективного подбора пар при гибридизации и для ранней оценки гибридного потомства // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Рига, 1974. С. 185—187.

Буторина А. К., Мурая Л. С., Исаков Ю. Н. Особенности функционирования ядрышковых организаторов хромосом сосны обыкновенной // Селекционные основы повышения продуктивности лесов. Науч. тр. ЦНИИЛГиСа. Воронеж, 1979. Вып. 6. С. 47—52.

Буторина А. К., Исаков Ю. Н. Пуфинг хромосом в метафазе-телофазе митотического цикла у дуба черешчатого // ДАН СССР. 1989. Т. 308. № 4. С. 987—988.

Исаков Ю. Н., Косиченко Н. Е., Буторина А. К., Пожидаева И. М. Влияние радиоактивного загрязнения на древесные растения // Генетика и селекция в лесоводстве. М., 1991. С. 65—72.

Калашник Н. А., Шафикова Л. М., Лихонос Т. А. и др. Хромосомная индикация загрязнения окружающей среды с использованием древесных объектов // Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции: Матер. научных чтений, посвящ. 100-летию проф. А. П. Чехова. Томск, 1997. С. 69—71.

Кикнадзе И. И. Функциональная организация хромосом. Л., 1972. 211 с.

Коровин В. В. Аномальные, предположительно мутантные, изменения морфологии сосны обыкновенной в ленточных борах Алтая // Генетика и селекция — на службе лесу. Матер. междунар. научно-практ. конф. Воронеж, 1997. С. 19—21.

Ларионова А. Я. Изоэнзимный полиморфизм // Сосна обыкновенная в Южной Сибири. Красноярск. 1988. С. 75—93.

Молотков П. И., Кириченко О. И., Бенгус Ю. В. О происхождении «ведьминой метлы» у сосны обыкновенной // Цитология и генетика. 1989. Т. 23. № 4. С. 14—19.

Мордась А. А., Богомаз А. П. Оценка семенного и вегетативного потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной на быстроту роста. Тез. докл. Всесоюз. совещания по лесной генетике, селекции и семеноводству. Петрозаводск, 1983. Т. 2. С. 65—66.

Носков В. И., Негруцкий С. Ф. К вопросу о происхождении «ведьминых метел» на сосне // Науч. записки Воронежского лесотехнического ин-та. 1956. Т. 15. С. 207—210.

Муратова Е. Н. Особенности ядрышкообразующих хромосом у представителей рода *Pinus* L. // Изв. АН СССР. Сер. биол. наук. 1983. № 5. С. 700—712.

Муратова Е. Н. Хромосомные мутации у сосны обыкновенной в Южном Забайкалье // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1991. № 5. С. 689—699.

Муратова Е. Н. Методики окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 82—86.

Муратова Е. Н., Седельникова Т. С. Кариологическое исследование болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Экология. 1993. № 6. С. 41—50.

Муратова Е. Н., Сунцов А. В. Особенности кариотипа и хромосомные аберрации // Сосна обыкновенная в Южной Сибири. Красноярск, 1988. С. 37—74.

Петренко Е. С. «Ведьмины метлы» в ленточных борах Казахстана // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 10. С. 1540—1542.

Правдин Л. Ф., Бударагин В. А., Круклис М. В., Шершукова О. П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. № 2. С. 67—75.

Седельникова Т. С. Применение цитогенетического метода для диагностики качества потомства материнских деревьев в болотных и суходольных популяциях сосны обыкновенной // Генетика и селекция на службе лесу: Матер. междунар. научно-практ. конф. Воронеж, 1997. С. 56—58.

Седельникова Т. С., Муратова Е. Н. Генеративные органы и кариотип сосны обыкновенной на олиготрофных болотах Западной Сибири // Лесоведение. 1991. № 3. С. 34—44.

Седельникова Т. С., Муратова Е. Н. Цитологическое изучение сосны обыкновенной типа «ведьмина метла» на болоте // Цитология. 1999. Т. 41. № 12. С. 1082.

Третьякова И. Н. Эмбриология хвойных. Физиологические аспекты. Новосибирск, 1990. 156 с.

Федорова А. И., Зражевская Г. К. Фитогормоны у карликовых и нормальных форм сосны обыкновенной // Лесоведение. 1988. № 3. С. 39—46.

Хиров А. А. О «ведьминой метле» на сосне *Pinus sylvestris* L. // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 3. С. 433—436.

Челидзе П. В. Ультраструктура и функции ядрышка интерфазной клетки. Тбилиси, 1985. 118 с.

Челидзе П. В., Заценина О. В. Морфофункциональная классификация ядрышек // Успехи современной биологии. 1988. Т. 105. Вып. 2. С. 252—268.

Ченцов Ю. С. Общая цитология. М., 1984. 350 с.

Шульга В. В. О карликовой форме сосны и «ведьминой метле» // Лесоведение. 1979. № 3. С. 82—86.

Brown G. R., Amarasinghe V., Kiss G., Carlson J. E. Preliminary karyotype and chromosomal localization of ribosomal DNA sites in white spruce using fluorescence in situ hybridization // Genome. 1993. Vol. 36. N 2. P. 261—267.

Brown G. R., Carlson J. E. Molecular cytogenetics of the genes encoding 18s-5.8-26s rDNA and 5 s rRNA in two species of spruce (*Picea*) // Theor. Appl. Genet. 1997. Vol. 95. N 1—2. P. 1—9.

Butorina A. K., Kosichenko N. E., Isakov Yu. N., Pozhidaeva I. M. The effect of irradiation from the Chernobyl nuclear power plant accident on the cytogenetic behavior and anatomy of trees // Cytogenetic study of forest trees and shrub species: Proc. First IUFRO Cytogenet. Work. Party S2.04-08 Symp. Zagreb, 1997. P. 211—226.

Dimitrov D. Action de la colchicine sur la morphologie et la formation du nucleoli // Докл. Болг. АН. 1966. Vol. 19. N 6. P. 535—537.

Heneen W. K., Nichols W. W. Persistence of nucleoli in short term and long term cell cultures and in direct bone marrow preparations in mammalian materials // J. Cell Biol. 1966. Vol. 31. P. 543—561.

Herich R. Influence of colchicine on nucleoli // Caryologia. 1963. Vol. 16. N 2. P. 521—523.

Hizume M., Ishida F., Murata M. Multiple locations of the rRNA genes in chromosomes of pines, *P. densiflora* and *P. thunbergii* // Jap. J. Genet. 1992. Vol. 67. P. 389—396.

Hizume M., Kuzukawa Y., Kondo K. et al. rDNAs and fluorescent bandings in chromosomes of *Larix potaninii* var. *macrocarpa* collected in Sichuan, China // Chromosoma. 1995. Vol. 78. P. 2689—2694.

Hsu T. C., Humphrey R. M., Somers C. E. Persistent nucleoli in animal cells following treatments with fluorodeoxyuridine and thymidine // Exp. Cell Res. 1964. Vol. 33. P. 74—77.

Kalashnik N. A., Starova N. V. Karyotype variability of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Ural mountain populations // Cytogenetic study of forest trees and shrub species: Proc. First IUFRO Cytogenet. Work. Party S2.04-08 Symp. Zagreb, 1997. P. 131—147.

Kiermayer O. Hemmung der Kern- und Chloroplastenmigration von *Micrasterias* durch Colchizin // Naturwissenschaften. 1968. Vol. 55. N 6. P. 299—300.

Lima-de-Faria A. The chromosome field. I. Prediction of the location of ribosomal cistrons // Hereditas. 1976. Vol. 83. P. 1—22.

Lubaretz O., Fuchs J., Ahne R., Meister A., Schubert I. Karyotyping of three *Pinaceae* species via fluorescent in situ hybridization and computer-aided chromosome analysis // Theor. Appl. Genet. 1996. Vol. 92. P. 411—416.

Micieta K., Murin G. The use of *Pinus sylvestris* L. and *Pinus nigra* Arnold as bioindicator species for environmental pollution // Cytogenetic studies of forest trees and shrub species: Proc. First IUFRO Cytogenet. Work. Party S2.04-08 Symp. Zagreb, 1997. P. 253—263.

Muratova E. N. Studies on nucleolar chromosomes in representatives of *Pinaceae* Lindl. // Cytogenetic studies of forest trees and shrub species: Proc. First IUFRO Cytogenet. Work. Party S2.04-08 Symp. Zagreb, 1997a. P. 45—72.

Muratova E. N. Cytogenetical study on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Central Yakutia // Cytogenetic studies of forest trees and shrub species: Proc. First IUFRO Cytogenet. Work. Party S2.04-08 Symp. Zagreb, 1997b. P. 157—177.

Nicoloff H., Anastassova-Kristeva M., Kunzell G. Changes in nucleolar organizer activity due to segmental interchange between satellite chromosomes in barley // Biol. Zentrbl. 1977. Bd 96. P. 223—227.

Pederick L. A. Chromosome relationships between *Pinus* species // Silvae Genet. 1970. Bd 19. Hf 4—5. S. 171—180.

Saylor L. C. Karyotype analysis of the genus *Pinus* — subgenus *Pinus* // Silvae Genet. 1972. Bd 21. Hf 5. S. 155—163.

Sedelnikova T. S. Genome and chromosome mutations of *Pinus sylvestris* L. outside the southern timber line of the species range // Cytogenetic studies of forest trees and shrubs species — review, present status and outlook on the future. Abstr. 2nd IUFRO Cytogenet. Work. Party S2.04-08 Symposium. Graz, 1998. 28 p.

Walne P. L. The effects of colchicine on cellular organization in *Chlamydomonas*. II. Ultrastructure // Amer. J. Bot. 1967. Vol. 54. N 1. P. 564—577.

Waxman S. Witches «brooms» sources of new and interesting dwarf forms of *Picea*, *Pinus* and *Tsuga* species // Acta Hortic. 1975. Vol. 54. P. 25—32.

SUMMARY

Karyological analysis has been carried out of the *Pinus sylvestris* trees with «witches' brooms» from a bog. The trees with «witches' brooms» have a diploid complement of 24 chromosomes (2n = = 2x = 24). Genome mutations were found. The karyotype contains 9 pairs of chromosomes with secondary constrictions. The karyotypes of the trees with and without «witches' brooms» differ in number of nucleolar regions. The chromosomes with six secondary constrictions are revealed in this species for the first time. In interphase nuclei of the trees with «witches' brooms», unusual forms of nucleoli occured. Such a phenomenon as «persistant nucleoli» occured in metaphase cells. Mitotic irregularities such as bridges, lagging chromosomes, c-mitosis were also found.

УДК 57.017.64+574.45 : 575.224.234.2 : 582.9988.2 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 12

© Н. К. Шохина, И. Б. Руцких, А. П. Долгих

БИОЛОГИЯ ПОЛИПЛОИДНЫХ РАС *ARTEMISIA DRACUNCULUS* (*ASTERACEAE*)

N. K. SHOKHINA, I. B. RUTSKIKH, A. P. DOLGIKH. BIOLOGY OF SOME POLYPLOID RACES OF *ARTEMISIA DRACUNCULUS* (*ASTERACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Поступила 02.07.1998
Окончательный вариант получен 19.02.2001

Растения 4 природных популяций, произрастающих в Горном Алтае и Новосибирской обл., и 3 культиваров из Франции, Великобритании и России были изучены в одинаковых условиях интродукционного эксперимента (Новосибирской обл.). Определены хромосомные числа, изучены морфология побега, особенности вегетативного роста, ритмы фенологического развития, продуктивность и репродуктивная способность.

Ключевые слова: хромосомные числа, морфология, фенология, продуктивность, *Artemisia*.

Artemisia dracunculus L. (полынь эстрагон) — вид с обширным бореальным голарктическим ареалом (Малышев, Пешкова, 1984). Как пряное растение вид давно культивируется во многих странах мира. *A. dracunculus* встречается на солонцеватых лугах, лесных опушках, луговых речных террасах, на горных лугах и степях в лесостепной, степной и полупустынной зонах (Поляков, 1961). Такой обширный и экологически пестрый ареал способствовал формированию огромного внутривидового разнообразия: от низкорослых северных форм до высокорослых с признаками гигантизма на юге.

У *A. dracunculus* обнаружена внутривидовая полиплоидия. В пределах природного и культурного ареала выявлены хромосомные расы с числом 2n = 18, 36, 54, 72, 90 (Хромосомные..., 1969; Числа..., 1990). Однако о географическом распространении и экологическом предпочтении полиплоидных рас *A. dracunculus* известно очень мало. Согласно литературным данным, диплоидная (2n = 18), тетраплоидная (2n = 36) и декаплоидная (2n = 90) расы встречаются во флоре Европы, но места их произрастания не указаны (Flora..., 1976). К диплоидной расе принадлежит *A. dracunculus*, распространенная в США и Канаде (Kawatani, Ohno, 1964). Диплоидная раса найдена в долинах рек: на северо-востоке Арктической Якутии (Жукова и др., 1977), на севере Иркутской обл. (Крогулевич, Ростовцева, 1984) и на юго-востоке Горного Алтая (Красников, 1985). В лесостепной зоне Западной Сибири на лесной опушке в окр. Новосибирска обнаружена гексаплоидная раса (2n = 54) (Ростовцева, 1979), а в Канской степи на южных степных склонах в долинах рек Томь и Кана — пентаплоидная (2n = 45) (Амельченко, 1978). Известно, что полиплоидия является одним из источников изменчивости и определенным фоном для реализации генетического потенциала вида (Фадеева, Иркаева, 1974). Обобщая данные по естественной и искусственной полиплоидии, Л. П. Бреславец (1963) пришла к выводу, что корреляция, существующая между полиплоидией и общей величиной индивидов, достаточно сложна, что затрудняет установление какой-либо закономерности. Чисто количественные изменения геномов влияют не только на морфологию, но в большей степени на физиологию растений, изменяют интенсивность роста, вызывают запаздывание цветения и созревания. Полиплоидные формы многих культивируемых растений имеют пониженную плодовитость, что связано с высокой гомозиготностью полиплоидов, полученных митотическим путем, а также с внутривидовой и межвидовой гибридизацией (Мюнтцинг, 1963; Шевцов, 1976). Состояние растений в условиях естественных популяций определяется генотипом, пестротой экологических условий и возрастом особей. Взаимоотношения всех этих причин сложны, и оценка продуктивности видов по их габитусу затруднена. В интродукционном эксперименте выравниваются эдафические и климатические условия, нивелируются влияние экологии и возраста, и различия фенотипов определяются различием генотипов (Вавилов, 1966).

Задачей нашей работы было изучение внутривидового разнообразия *A. dracunculus*: морфологических различий, особенностей вегетативного роста, ритмов фенологического развития, продуктивности и репродуктивной способности растений из природных и культивируемых популяций.

Материалы и методика

В интродукционном эксперименте в 1988—1993 гг. мы изучали растения 7 популяций *A. dracunculus*, из которых 3 принадлежат к культиварам. Семена образца, культивируемого в Великобритании, отборной формы «Оригинал-86» получены из Всероссийского ин-та растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР). Культивар из Франции размножен вегетативно, корневища получены из Главного ботанического сада РАН. Семена растений природных популяций собраны в лесостепной зоне Новосибирской обл. на опушке смешанного леса в окр. Академгородка (опушечная), вдоль полотна железной дороги в окр. г. Бердска (рудеральная) и на солонцеватом злаково-разнотравном лугу в зоне луговых степей в окр. с. Чулым (лугово-степная). Растения опушечной популяции были введены в культуру раньше, и в эксперименте использовали семена, собранные с культивируемых растений. Корневища были посажены на опытном участке с плотностью 3 фрагмента на 1 м^2. Семена растений природных популяций и культиваров были посеяны в пикировочные ящики в теплицу, и 30-дневные сеянцы были посажены на опытном участке (Новосибирская обл.) с плотностью 3 растения на 1 м². Динамику роста побегов изучали у 50—200 особей в разных популяциях. Фенологические наблюдения проводили по общепринятой методике (Методы..., 1966). Морфологическую структуру генеративных побегов изучали при 1-м и 2-м плодоношении растений в 1989—1990 гг. по 25 побегам в каждой популяции. Репродуктивную способность оценивали по 30—50 побегам в разных популяциях по следующим показателям: 1) репродуктивное усилие — относительные затраты массы надземного годичного побега на репродуктивные органы; 2) репродуктивный успех — число семян, произведенное на 1 г массы побега; 3) потенциальная плодовитость — число семязачатков на побеге; 4) реальная продуктивность — число семян на побег; 5) коэффициент семенной продуктивности — доля семян от числа пестичных цветков. Число цветков и семян подсчитывали у 50 корзинок на каждом побеге. Число соцветий на генеративном побеге определяли, разделив массу корзинок побега на среднюю массу 100 корзинок этого побега. Число семян на побеге определяли, умножив число корзинок на среднее число семян в корзинках. О величине семян судили по средней массе 1000 семян из 5—10 повторностей. Жизнеспособность семян определяли проращиванием 100 семян в 4-кратной повторности. Числа хромосом определяли в клетках корневой меристемы проростков. Предобработку проводили оксихинолином в течение 3 ч. Фиксировали проростки в растворе Карнуа (3 : 1), протравливали 4%-м раствором железоаммиачных квасцов в течение 30 мин, окрашивали гематоксилином по Делафильду, 15 ч, препарат готовили в растворе хлоралгидрата и 45%-й уксусной кислоты. У культивара из Франции число хромосом определили в мейозе. Вегетативную и семенную продуктивность ценозов определяли на учетных площадках 1 м² в 5—20-кратной повторности в фазы бутонизации и плодоношения. Среднее число потомков на единице площади ценозов рассчитали, разделив среднюю массу семян с 1 м² на среднюю массу 1000 семян.

Результаты и обсуждение

Число хромосом. Изучение чисел хромосом показало, что растения горностепной алтайской популяции и культивара из Франции принадлежат к тетраплоидной расе (4x, 2n = 36), растения 3 природных популяций лесостепной зоны Новосибирской обл. относятся к гексаплоидной расе (6x, 2n = 54), культивары, полученные из ВИР, оказались декаплоидами (10x, 2n = 90) (рис. 1). Неизвестно, являются ли культивары естественными полиплоидами или получены экспериментально.

Особенности онтогенеза и феноритмы

Как видно из табл. 1, семена интродуцированных растений опушечной популяции были в 1.6 раз крупнее семян других гексаплоидных растений. Семена декаплоидных культиваров были почти в 2—3 раза больше семян гексаплоидов и отличались большей жизнеспособностью. На первых этапах онтогенеза растения разных рас развивались однотипно. Дружное прорастание семян наблюдалось в течение 5 дней и завершалось за 10 дней. Ювенильное возрастное состояние продолжалось 15—20 дней.

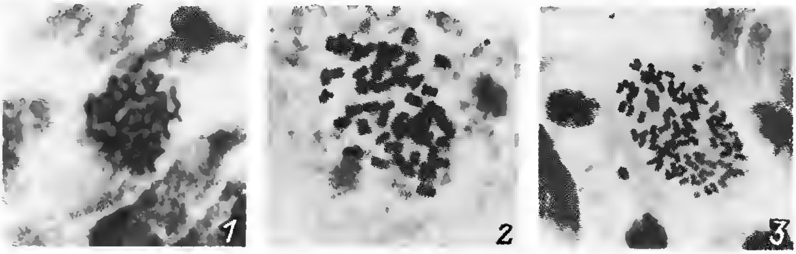


Рис. 1. Числа хромосом *A. dracunculus*: *1* — 2n = 36, *2* — 2n = 54, *3* — 2n = 90.

ТАБЛИЦА 1

Устойчивость растений в онтогенезе

<table>
<tr><th rowspan="3">Популяции</th><th rowspan="3">Масса 1 тыс. семян, мг</th><th rowspan="3">Жизнеспособность семян, %</th><th colspan="5">Число растений</th></tr>
<tr><th colspan="2">посаженных</th><th colspan="3">выживших (доля от посеянных семян, %)</th></tr>
<tr><th>абс. число</th><th>доля от посеянных семян, %</th><th>1-летних</th><th>2-летних</th><th>3-летних</th></tr>
<tr><td colspan="8">Гексаплоидная раса</td></tr>
<tr><td>Опушечная</td><td>130</td><td>92.5</td><td>513</td><td>52.34</td><td>49.28</td><td>40.61</td><td>32.35</td></tr>
<tr><td>Рудеральная</td><td>78</td><td>80.5</td><td>538</td><td>46.78</td><td>46.78</td><td>42.26</td><td>36.34</td></tr>
<tr><td>Лугово-степная</td><td>79</td><td>53.3</td><td>194</td><td>32.33</td><td>19.83</td><td>16.67</td><td>15.67</td></tr>
<tr><td colspan="8">Декаплоидные культивары</td></tr>
<tr><td>«Оригинал-86»</td><td>245</td><td>96.0</td><td>91</td><td>45.50</td><td>43.0</td><td>39.0</td><td>39.0</td></tr>
<tr><td>Великобритания</td><td>227</td><td>98.0</td><td>365</td><td>54.48</td><td>50.6</td><td>40.14</td><td>35.17</td></tr>
</table>

Виргинильное состояние характеризовалось появлением 3-лопастного рассечения на вершине 4-го или 5-го листа, удлинением междоузлий и началом ветвления побега. Сравнение устойчивости растений в онтогенезе показало, что гексаплоидные растения лугово-степной популяции оказались почти в 2—2.5 раза слабее других растений того же уровня плоидности и культиваров (10x). У всех рас наиболее уязвимы были ювенильные растения. В условиях теплицы сохранилось 32—52% всходов растений гексаплоидной расы и 45—54% растений декаплоидной расы. В течение 3-летнего полевого эксперимента выживаемость особей разного возраста у гексаплоидных растений опушечной и рудеральной популяций и культиваров была близкой (табл. 1).

Побеги *A. dracunculus* монокарпические, обновлялись ежегодно. Отрастание происходило в 3-й декаде апреля или в 1-й декаде мая. Средняя скорость роста побегов в сезоне 1989 г. варьировала от 0.3 до 1.5 см / сут у 1-летних растений и от 0.4 до 2.5 см / сут у 2-летних (рис. 2). В период максимального роста 1-летние растения рудеральной популяции росли в 1.2—1.4 раза быстрее других растений гексаплоидной расы, а скорость роста 2-летних растений культиваров (10x) была в 1.3—1.8 раза больше скорости роста лугово-степных растений (6x) (достоверно при $P = 0.01$; $P = 0.001$). Как видно из табл. 2, полиморфизм по средней продолжительности фаз вегетативного роста и бутонизации обнаружен у растений тетра- и гексаплоидных рас. Префлоральный период растений из горной степи был на 38 дней короче периода

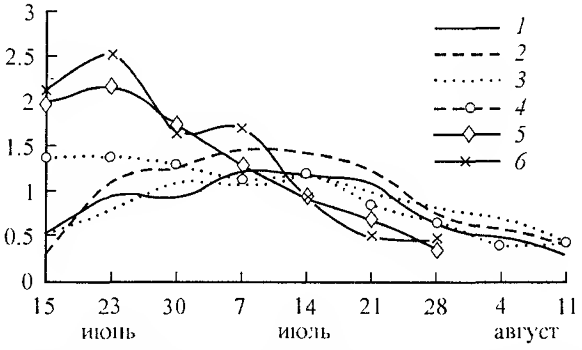


Рис. 2. Динамика скорости роста 1-летних (*1—3*) и 2-летних (*4—6*) растений, 1989 г.

Популяции: *1* — опушечная; *2* — рудеральная; *3, 4* — лугово-степная; *5* — культивар «Оригинал-89»; *6* — культивар из Великобритании. По оси ординат — скорость роста, см/сут.; по оси абсцисс — даты.

ТАБЛИЦА 2

Средняя продолжительность фенологических фаз развития растений в 1989—1993 гг., дни

Популяции	Вегетативный рост	Бутонизация	Префлоральный период	Цветение	Плодоношение	Общий период
Тетраплоиды						
Горно-степная	44 ± 5	30 ± 5	74 ± 4	26 ± 1	32	132 ± 6
Французская	71 ± 3	41 ± 6	112 ± 8	23 ± 2	34	169 ± 3
Гексаплоиды						
Опушечная	53 ± 6	37 ± 6	90 ± 4	25 ± 3	35	150 ± 3
Рудеральная	65 ± 5	25 ± 4	90 ± 4	30 ± 2	33	153 ± 5
Лугово-степная	68 ± 5	35 ± 4	103 ± 4	26 ± 2	23	152 ± 4
Декаплоиды						
«Оригинал-86»	65 ± 4	53 ± 6	118 ± 5	28 ± 1	23	169 ± 3
Великобритания	65 ± 9	53 ± 7	118 ± 5	30 ± 1	23	171 ± 3

культивара из Франции, а растения лугово-степной популяции зацвстали на 13 дней позднее других гексаплоидных растений. Самый длительный префлоральный период был у культиваров (10х) — 118 дней.

По срокам начала цветения популяции можно разделить на 3 группы: 1) раноцветущая горно-степная (1—2-я декады июля); 2) со средним сроком цветения (2—3-я декады июля — 1-я декада августа) — опушечная и рудеральная; 3) поздноцветущие (2—3-я декады августа — 1-я декада сентября) — лугово-степная и культивары (4х, 10х). Размах изменчивости по срокам начала цветения особей в популяциях был от 5 до 19 дней в группе с ранним сроком и от 5 до 10 дней в группах со средним и поздним сроками.

A. dracunculus свойственна протогиния — пестичные цветки раскрывались раньше тычиночных в корзинках тетра- и гексаплоидных растений на 1—3 дня, у культиваров (10х) — на 3—6 и даже 9 дней. Рыльца сохраняют свежесть 7—12 дней. *A. dracunculus* принадлежит к анемофильным растениям, возможна частичная энтомофилия. Личинки мухи-журчалки были обнаружены у 5 % корзинок растений рудеральной популяции и у 9 % корзинок растений опушечной популяции. Рассеивание пыльцы цветками корзинок продолжалось от 7 до 18 дней. У растений горно-степной популяции 60 % корзинок цвели 7—9 дней, до 20 % корзинок цвели 16—18 дней. У гекса- и декаплоидных растений до 70 % корзинок отцветали за 10—12 дней. Фазы цветения и плодоношения продолжались в среднем от 23 до 35 дней (табл. 2). Созревание семян завершалось у раноцветущих растений в 1-й декаде сентября, у растений со средним сроком цветения — в 3-й декаде сентября, у поздноцветущих декаплоидных культиваров семена созревали во 2-й декаде октября.

Таким образом, растения лугово-степной популяции (6х) отличались меньшей устойчивостью в онтогенезе, меньшей скоростью вегетативного роста 1-летних и 2-летних растений. Обнаружена тенденция к увеличению префлорального периода у растений более высокого уровня плоидности, но внутрирасовый полиморфизм по этому признаку отмечен у растений тетра- и гексаплоидной рас. Растения горно-степной популяции (4х) выделялись ранним цветением и более быстрым отцветанием цветков в корзинках. Растения из природных популяций Новосибирской обл. и Алтая успевали завершить все фазы генеративного цикла в короткий 155-дневный безморозный период. Вегетационный период культиваров (10х) длиннее на 15 дней, в отдельные годы из-за ранних заморозков семена их не вызревали.

ТАБЛИЦА 3

Морфометрическая характеристика генеративных побегов (1989—1990 гг.)

Признаки	Средние значения						
	Тетраплоиды		Гексаплоиды			Декаплоиды	
	Популяции						
	горно-степная	французская	опушечная	рудеральная	лугово-степная	«Оригинал-86»	Великобритания
Высота побега, см	81	87	155	161	119	130	130
Толщина стебля, см	0.5	0.5	0.8	0.8	0.6	0.8	0.8
Длина соцветия, см	38	37	65	59	48	51	43
Уровень ветвления, см	14	13	38	63	20	11	12
Число междоузлий	38	36	49	48	45	37	33
Число боковых побегов	184	116	180	332	255	209	185
Угол отклонения побегов, градусы	25	30	35	41	41	27	23
Длина листа, см	3.6	4.3	7.8	7.4	6.2	6.7	6.7
Ширина листа, см	0.4	0.6	0.7	0.7	0.4	0.7	0.6
Число корзинок, тыс. шт.	2.51	1.55	2.71	6.4	6.36	2.59	2.65
Масса 100 корзинок, г	0.29	0.27	0.46	0.49	0.44	0.82	0.61
Число цветков в корзинке	19	17	25	22	21	15	14
Масса побега в воздушно-сухом состоянии, г	7	10	16	22	21	36	29
Процент от массы побега:							
корзинки	31	14	23	26	33	24	16
стебель	49	62	66	62	44	57	58
листья	20	24	11	12	23	19	26

Морфометрическая характеристика генеративных побегов. Как видно из табл. 3, растения тетраплоидной расы уступали гексаплоидам и декаплоидам по высоте и массе побегов, размерам листовых пластинок, числу и величине соцветий. В горно-степной популяции встречались особи с яйцевидными и шаровидными корзинками, собранными в кистевидные или узкометельчатые соцветия. Побеги культивара из Франции имели на 1 тыс. корзинок меньше (Р = 0.01), и их яйцевидные корзинки были собраны в кистевидные соцветия. У растений гексаплоидной расы обнаружены наиболее значительные различия по габитусу. Растения опушечной и рудеральной популяций принадлежат к одному морфологическому типу — высокорослым, широколистным, мезоморфным растениям лесных опушек. Растения лугово-степной популяции, обитающие южнее, отличаются некоторыми признаками ксероморфоза: меньшей высотой и толщиной побега, узкими серыми листьями. Индекс листа у них равен 15.5, а у других растений этого уровня плоидности — 10.6—11. Растения декаплоидной расы по морфологическому типу побега близки к мезоморфным гексаплоидным растениям, но отличались меньшей высотой. Побеги культиваров (10х) имели корзинок в 2.2 раза меньше по сравнению с растениями рудеральной и лугово-степной популяций (Р = 0.001). Яйцевидные или шаровидные корзинки культиваров были крупнее корзинок тетраплоидных растений в 2.1—3 раза, а гексаплоидных — в 1.2—1.9 раза, но содержали меньше цветков.

Таким образом, генеративные побеги растений более высокого уровня плоидности отличаются большей мощностью.

Репродуктивная способность. И. М. Крашенинников (1946) подчеркивал, что число зрелых семянок в корзинках *A. dracunculus* колеблется от 2 до 5, а иногда не

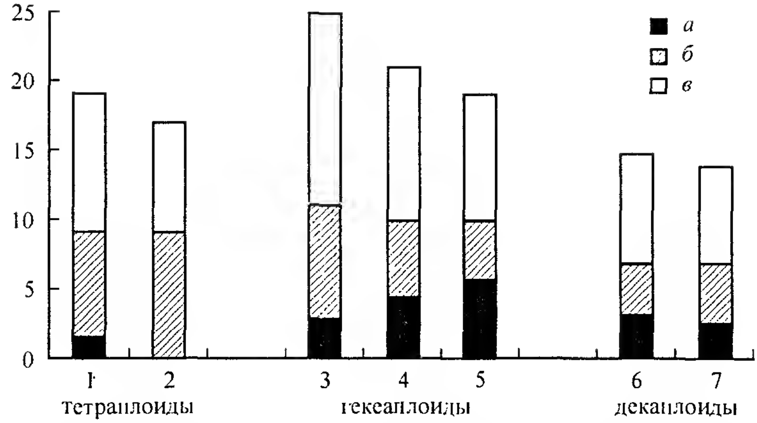


Рис. 3. Число пестичных и тычиночных цветков и семян в корзинках, среднее 1989—1991 гг.

Популяции: *1* — горно-степная, *2* — культивар из Франции, *3* — опушечная, *4* — рудеральная, *5* — лугово-степная, *6* — культивар «Оригинал-86», *7* — культивар из Великобритании. *а* — число семян; число цветков: *б* — пестичных, *в* — тычиночных.

превышает 1—2. У *A. dracunculus* только пестичные цветки, расположенные по окружности корзинки, являются функционально женскими и могут образовать семена, цветки диска — доноры пыльцы. Среднее число пестичных цветков в корзинках изученных рас колебалось по годам от 6 до 13. Как видно из рис. 3, среднее число пестичных цветков в корзинках тетра- и гексаплоидных растений было близким — 9—10, а у декаплоидных растений — 7. В корзинках растений всех популяций содержалось почти равное число пестичных и тычиночных цветков (9 : 10, 10 : 11, 7 : 8), за исключением опушечной, у которой тычиночных цветков было больше (11 : 14). Вероятно, в малочисленных опушечных популяциях отбор способствует сохранению растений с большим числом тычиночных цветков, что обеспечивает более эффективное опыление. За 3 плодоношения только растения культивара из Франции не имели семян, среднее число семян в корзинке других растений колебалось от 1.3 до 5.5 (рис. 3). Максимальное число семян в корзинках и максимальный коэффициент семенной продуктивности наблюдались при первом плодоношении растений из горной и луговой степи и культивара «Оригинал-86», но при втором плодоношении растений других популяций. За 3 плодоношения средний коэффициент семенной продуктивности колебался по годам у растений горно-степной популяции (4x) от 5.7 до 23.8 %, у растений гексаплоидной расы — от 12.94 до 69.23, у декаплоидных культиваров — от 31.2 до 52.4. Как видно из рис. 4, семян не имели 11 % растений горно-степной популяции, по 5 % растений опушечной популяции и культивара из Великобритании. Низкая завязываемость семян (до 20 %) отмечена у 63 % растений горно-степной популяции, у 50 % растений опушечной и у 23 % растений культивара из Великобритании. Коэффициент семенной продуктивности выше 40 % был обнаружен у 60—73 % растений лугово-степной и рудеральной популяций и у 46—65 % растений культиваров. В порядке возрастания средней величины коэффициента семенной продуктивности популяции можно поставить в ряд: 1) горно-степная (4x) — 12.9 %; 2) опушечная (6x) — 28.4; 3) культивар из Великобритании (10x) — 35.7; 4) рудеральная (6x) — 45.7; 5) культивар «Оригинал-86» — 47.5; 6) лугово-степная (6x) — 54.9. По средним данным, за 3 плодоношения растения горно-степной популяции завязали семян в 2.2—4.3 раза меньше гексаплоидных растений и в 2.8—3.7 раза меньше декаплоидных культиваров. Различия в средней завязываемости семян растений опушечной (28.4 %) и рудеральной (45.7 %) популяций, возможно, связаны с разным режимом опыления, в котором существовали до введения в культуру эти 2 фрагмента фактически единой природной популяции. Обмен пыльцой с малым числом партнеров, изолированных на лесных опушках, и

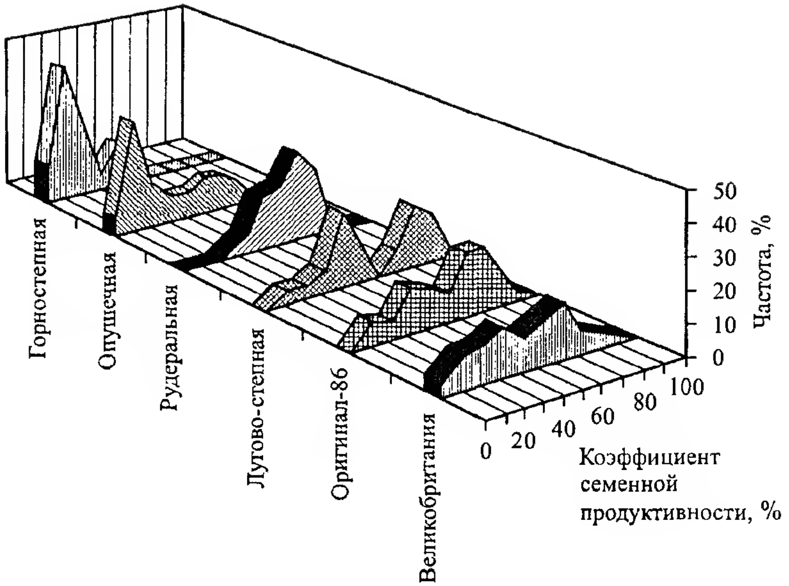


Рис. 4. Распределение растений разных популяций по коэффициенту семенной продуктивности 1989—1991 гг.

По оси ординат — частота, %; по оси абсцисс — коэффициент семенной продуктивности, %.

их близкое родство, связанное с автобарохорией, привело, вероятно, к генетической гомогенности, вызвавшей понижение завязываемости семян и снижение потенциальной и реальной плодовитости. Высокая завязываемость семян у растений рудеральной популяции, возможно, обусловлена более эффективным опылением на открытых пространствах вдоль полотна железной дороги. Разнонаправленные воздушные потоки способствуют рассеиванию, перемешиванию и переносу пыльцы на значительные расстояния. Как показал D. A. Levin (1988), расширение группы партнеров по обмену пыльцой увеличивает количество пыльцы, приводит к росту завязываемости семян и к интенсивной микрогаметной селекции, влияющей на генетическое разнообразие потомства.

Итак, по реальной продуктивности корзинки и коэффициенту продуктивности тетраплоидные растения уступали гексаплоидам и декаплоидам.

Как видно из табл. 4, среднее репродуктивное усилие генеративного побега за 2 плодоношения растений разных рас колебалось от 14.2 до 33.5%. Внутрирасовые различия по величине репродуктивного усилия достоверны (P = 0.001). Однако при близких относительных затратах на репродукцию растения лугово-степной и рудеральной популяций отличались от растений горно-степной популяции значительно большей продуктивностью побега.

По потенциальной плодовитости побега растения гексаплоидной расы в 2.7—2.8 раза превосходили растения тетраплоидной и декаплоидной рас. Средняя реальная семенная продуктивность побега растений гексаплоидной расы была в 11.4 раза выше показателя тетраплоидной расы и в 4.2 раза выше показателя по декаплоидной расе. Репродуктивный успех растений гексаплоидной расы был в 3.3 раза выше показателя по тетраплоидной расе (P = 0.001) и в 2.9 раза выше среднего значения по декаплоидной расе.

Семена тетраплоидных растений были меньше по величине семян гексаплоидных растений в 1.5—1.9 раза, семян декаплоидных растений — в 2.4—2.7 раза. Межрасовые различия по величине семян статистически достоверны (P = 0.01; P = 0.001). У растений рудеральной и лугово-степной популяций в условиях культуры в 1.3—1.6 раза увеличилась масса и жизнеспособность семян. Масса семян культиваров (10x)

ТАБЛИЦА 4

Репродуктивная способность генеративного побега (1989—1990 гг.)

Признаки	Средние значения						
	Тетраплоиды		Гексаплоиды			Декаплоиды	
	Популяции						
	горно-степная	франнузская	опушечная	рудеральная	лугово-степная	«Оригинал-86»	Великобритания
Репродуктивное усилие, %	30.7	14.2	22.5	26.1	33.5	22.9	16.4
Потенциальная плодовитость, тыс. шт.	23.5	14.0	29.0	62.4	59.1	18.3	17.3
Реальная продуктивность, тыс. шт.	4.0	0	7.8	34.0	26.0	9.3	7.4
Репродуктивный успех, шт./г	173	0	140	342	386	110	87
Масса 1 тыс. семян, мг	68	—	124	104	123	162	187
Жизнеспособность семян, %	89 ± 2	—	87 ± 4	93 ± 2	100	91 ± 1	81 ± 4

уменьшилась в 1.5—1.2 раза, и снизилась их жизнеспособность по сравнению с семенами, выращенными на опытных станциях ВИР в городах Майкоп и Пушкин (табл. 1, 4). Созревание семян этой расы в окр. Новосибирска проходит при средней суточной температуре ниже + 5 °С, которая является температурным порогом развития растений умеренной зоны.

Таким образом, растения гексаплоидной расы превосходят растения тетра- и декаплоидной рас по семенной продуктивности корзинки и побега.

Продуктивность ценозов. Плотность размещения растений при посадке была 3 особи на 1 м². Ценозы использовались как семенные участки. Возрастная динамика продуктивности ценозов гекса- и декаплоидных растений представлена в табл. 5. Данные по тетраплоидным растениям, размноженным вегетативно фрагментами корневищ, в таблицу не включены. Стартовая побегообразовательная способность вегетативно размноженных растений отличается от побегообразовательной способности растений, выращенных из семян.

В 1-й год после посадки густота стояния побегов растений горно-степной популяции была 30 ± 5 шт. / м², она достигла максимума на 3-й год (964 ± 178 шт./м²), а затем снизилась в 2 раза (505 ± 168 шт. / м²). Урожай воздушно-сухой массы растений горно-степной популяции колебался от 0.32 ± 0.06 кг / м² в 1-й год до 1.83 ± 0.35 кг / м² на 3-й год после посадки. Снижение урожая в 2.3 раза (0.78 кг/м²) на 4-й год связано с падением интенсивности побегообразования и уменьшением средней массы побегов с 9 до 4 г. Максимальный урожай семян 10 г / м² был собран при 1-м плодоношении растений, на следующий год урожай семян снизился почти в 4 раза (2.6 г / м²). При последующих плодоношениях собирали семян от 0.3 до 0.55 г/м².

Продуктивность ценоза культивара из Франции не была изучена из-за малого числа растений. В условиях Московской обл. в среднем за 2 года было получено более 3 кг / м² зеленой массы (Бухарин и др., 1989). Плодоношения растений в Московской обл., как и в Западной Сибири, не наблюдалось.

Как видно из табл. 5, в первые 2 года существования ценозов число побегов на м² увеличилось в 12—19 раз у гексаплоидов и в 15—20 раз у декаплоидов. С 3-го года темп побегообразования снизился: плотность 3- и 4-летних ценозов увеличилась у гексаплоидов в 1.4—1.9 раза, а декаплоидов — в 2.9 раза. Растения опушечной популяции отличались низкой побегообразовательной способностью по сравнению с

ТАБЛИЦА 5

Возрастная динамика продуктивности ценозов *A. dracunculus*

Популяции	Возраст, лет			
	2	3	4	5
Динамика побегообразования, шт./м^2				
Опушечная	37 ± 2	54 ± 4	50 ± 6	64 ± 13
Рудеральная	47 ± 2	77 ± 8	130 ± 12	92 ± 24
Лугово-степная	57 ± 13	139 ± 23	203 ± 70	64 ± 13
Средние значения по гексаплоидам	47 ± 7	90 ± 29	127 ± 52	106 ± 33
«Оригинал-86»	60 ± 10	176 ± 32	131 ± 35	126 ± 29
Великобритания	47 ± 6	130 ± 10	174 ± 24	165 ± 18
Средние значения по декаплоидам	53 ± 8	153 ± 29	152 ± 27	145 ± 27
Продуктивность воздушно-сухой наземной массы, кг/м^2				
Опушечная	0.81 ± 0.06	0.59 ± 0.12	0.86 ± 0.12	0.85 ± 0.26
Рудеральная	0.83 ± 0.05	0.75 ± 0.08	1.1 ± 0.11	0.49 ± 0.16
Лугово-степная	0.63 ± 0.15	0.69 ± 0.12	2.1 ± 0.47	0.94 ± 0.18
Средние значения по гексаплоидам	0.76 ± 0.07	0.68 ± 0.05	1.29 ± 0.49	0.76 ± 0.15
«Оригинал-86»	1.6 ± 0.42	2.5 ± 0.43	1.33 ± 0.37	2.02 ± 0.26
Великобритания	1.19 ± 0.16	1.79 ± 0.19	1.75 ± 0.23	1.4 ± 0.28
Средние значения по декаплоидам	1.39 ± 0.26	2.14 ± 0.45	1.54 ± 0.26	1.71 ± 0.39
Семенная продуктивность, г/м^2				
Опушечная	3.4 ± 0.8	9.1 ± 1.5	9.7 ± 2.1	3.0 ± 1.7
Рудеральная	38.7 ± 6.3	11.5 ± 8.6	26.3 ± 10.7	5.4 ± 2.4
Лугово-степная	41.1 ± 7.8	—	27.9 ± 9.9	2.5 ± 1.3
Средние значения по гексаплоидам	27.7 ± 13.9	10.2 ± 1.4	21.3 ± 7.6	3.6 ± 1.2
«Оригинал-86»	55.4 ± 18.3	65.4 ± 9.3	8.4 ± 2.8	16.9 ± 6.4
Великобритания	36.4 ± 8.6	51.3 ± 7.6	3.5 ± 2.1	0
Средние значения по декаплоидам	45.9 ± 11.5	58.3 ± 8.9	5.9 ± 3.1	—

другими растениями (6х, 10х) ($P = 0.05$; $P = 0.01$; $P = 0.001$). Внутрирасовые различия по плотности побегов растений (10х) достоверны только у 3-летних ценозов ($P = 0.01$). Межрасовые различия по плотности ценозов 4—5-летнего возраста статистически не достоверны.

Урожай воздушно-сухой надземной массы растений опушечной популяции колебался незначительно от 0.6 до 0.85 кг / м^2, рудеральной — от 0.6 до 1.1 кг / м^2, лугово-степной — от 0.6 до 2.1 кг / м^2, а урожай декаплоидов был в 2 раза выше — от 1.2 до 2.5 кг / м^2. Внутрирасовые различия по продуктивности ценозов достоверны только при максимальной продуктивности: у декаплоидов на 3-й год ($P = 0.01$), у гексаплоидов на 4-й ($P = 0.05$; $P = 0.001$). Продуктивность 3-летнего ценоза культивара «Оригинал-86» была выше в 1.4 раза продуктивности культивара из Великобритании. Продуктивность растений опушечной популяции была в 1.7—3.2 раза ниже продуктивности растений рудеральной и лугово-степной популяций. Межрасовые различия по средней продуктивности ценозов достоверны только у 3-летних растений ($P = 0.05$). В данных условиях культуры растения культиваров (10х) и лугово-степной

ТАБЛИЦА 6

Реальная плодовитость ценозов за 4 плодоношения, тыс. шт./м^2

Популяции	Порядок плодоношения				
	1	2	3	4	Сумма
			Тетраплоиды		
Горно-степная	151.5	36.3	6.5	5.1	199.4
			Гексаплоиды		
Опушечная	24.3	71.1	86.6	23.1	205.1
Рудеральная	399.0	101.8	252.9	48.6	802.3
Лугово-степная	363.7	—*	209.8	20.3	593.8
			Декаплоиды		
«Оригинал-86»	331.7	319.0	73.7	92.3	816.7
Великобритания	205.6	227.0	24.1	0	456.7

Примечание. * — из-за ранней случайной срезки растений учет не провели.

популяции лучше использовали условия среды: максимальная масса их была в 2—2.4 раза больше массы растений рудеральной и опушечной популяций. Растения горно-степной популяции по максимальной продуктивности были близки к культиварам (1.8 : 2.1). Высокая продуктивность растений лугово-степной и горно-степной популяций обусловлена большим числом маломощных побегов, а гекса- и декаплоидов — меньшим числом мощных побегов.

Максимум семенной продуктивности ценозов отмечен при 1-м плодоношении растений 6x, и при 2-м — 10x. У гексаплоидов наблюдалось чередование лет с обильным и ограниченным плодоношением. Средний урожай семян по гексаплоидной расе колебался от 27.7 г/м^2 при 1-м плодоношении до 3.6 г/м^2 при 4-м, а по декаплоидной расе — от 58.3 до 5.9 г/м^2.

Урожай семян растений опушечной популяции был почти в 12 раз меньше урожая семян других растений (6x) в 3-летних ценозах ($P = 0.001$) и в 2.7—2.9 раза меньше в 4-летних ($P = 0.05$; $P = 0.01$). Внутрирасовые различия по семенной продуктивности декаплоидов статистически не достоверны. Средняя урожайность семян 3-летних ценозов культиваров (10x) была выше в 5.7 раза урожайности гексаплоидных растений ($P = 0.01$), другие межрасовые различия по урожайности разновозрастных ценозов статистически не достоверны.

Реальная плодовитость единицы площади ценоза зависит от числа побегов, соцветий на побеге, цветков и семян в корзинках. Как видно из табл. 6, максимальное число семянок на единице площади было сформировано при 1-м плодоношении растений всех популяций за исключением опушечной, у которой максимальное число потомков наблюдалось при 3-м плодоношении. По суммарной реальной плодовитости за 4 плодоношения растения рудеральной популяции и культивара «Оригинал-86» превосходили в 4 раза плодовитость растений горно-степной и опушечной популяций. Реальная суммарная плодовитость ценозов растений лугово-степной популяции за 3 плодоношения была в 1.3 раза выше плодовитости культивара из Великобритании.

Таким образом, максимальной продуктивности надземной биомассы тетра- и декаплоидные растения достигают на 3-й год существования ценозов, гексаплоидные — на 4-й. Реальная плодовитость растений горно-степной и опушечной популяций была в 4 раза меньше плодовитости растений рудеральной популяции и культивара «Оригинал-86».

О содержании биологически активных веществ в растениях различных хромосомных рас и устойчивости их к патогенам мы сообщали в ранних работах (Шохина и др., 1993; Шохина и др., 1994, 1999).

Выводы

Декаплоидные культивары и гексаплоидные растения лесных опушек принадлежат к морфологическому типу высокорослых, широколистных, мезоморфных растений. Гексаплоидные растения лугово-степной популяции, а также культурные и природные тетраплоиды отличаются меньшей высотой и мощностью побегов, меньшими размерами листьев, корзинок и семянок.

Гексаплоиды растут медленнее декаплоидов. Внутрирасовая изменчивость по срокам цветения обнаружена у тетра- и гексаплоидов. Растения горно-степной популяции отличаются ранним и коротким цветением. Префлоральный период гексаплоидов короче такового декаплоидов, которым не всегда хватает короткого безморозного периода для завершения генеративного цикла.

Высокая продуктивность растений гекса- и декаплоидных рас, вероятно, связана с их гибридным происхождением.

Благодарности

Корневища растений, обитающих в Теньгинской степи Горного Алтая, любезно предоставлены для изучения Э. М. Гонтарь, за что авторы выражают ей глубокую благодарность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амельченко В. П. Полыни в Приенисейской Сибири (анатомо-морфологическое и эколого-географическое исследование): Дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1978. 283 с.

Бреславец Л. П. Полиплоидия в природе и опыте. М., 1963. 364 с.

Бухарин П. Д., Воронина Е. П., Дмитриев Л. В. Некоторые итоги интродукции эстрагона в Главном ботаническом саду АН СССР // Бюл. Гл. бот. сада. 1989. Вып. 153. С. 3—9.

Вавилов Н. И. Научные основы селекции пшеницы // Избранные сочинения. М., 1966. С. 320—493.

Жукова П. Г., Коробков А. А., Тиханова А. Д. Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 2. С. 229—234.

Красников А. А. Числа хромосом некоторых представителей семейства *Asteraceae* из Сибири // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1702—1703.

Крашенинников И. М. Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. С. 87—196.

Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1984. 286 с.

Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 264 с.

Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.; Л., 1966. 64 с.

Мюнтцинг А. Генетические исследования. М., 1963. 487 с.

Поляков П. П. Полынь — *Artemisia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1961. Т. 26. С. 425—631.

Ростовцева Т. С. Числа хромосом некоторых видов семейства *Asteraceae* Dumort. // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 4. С. 582—589.

Фадеева Т. С., Иркаева Н. М. Генетические механизмы, определяющие особенности полиплоидов и эволюционное значение полиплоидов // Теоретические и практические проблемы полиплоидии. М., 1974. С. 104—114.

Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. 926 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. 1990. 509 с.

Шевцов И. А. Генетические принципы улучшения аутополиплоидных растений. Киев, 1976. 214 с.

Шохина Н. К., Пищальникова Е. Ф., Руцких И. Б. Особенности роста, развития и устойчивости к патогенам *Artemisia dracunculus* L. // Матер. Междунар. науч. конф. «Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: Вопросы теории и практики». Краснодар, 1993. Ч. II. С. 438—441.

Шохина Н. К., Высочина Г. И., Долгих А. П. Содержание биологически активных веществ в растениях дикорастущих и культурных популяций *Artemisia dracunculus* L. // Депон. ВИНИТИ. 1994. № 3035. Сер. В. 94. 23 с.

Шохина Н. К., Высочина Г. И., Долгих А. П. Внутри- и межпопуляционная изменчивость содержания биологически активных веществ в растениях *Artemisia dracunculus* L. // Сибирск. экол. журн. 1999. Т. 3. С. 257—260.

Flora Europaea. London; N. Y.; Melbourne, Cambridge University Press. 1976. Vol. 4. 505 p.

Kawatani T., Ohno T. Chromosome numbers in *Artemisia* // Bull. Natl. Inst. Hygienics Sci. 1964. Vol. 82. P. 183—193.

Levin D. A. The partenity pools of plants // Amer. Natur. 1988. Vol. 132. N 3. P. 309—317.

SUMMARY

Plants of three cultivars (2n = 36, 2n = 90) and four natural populations (2n = 36, 2n = 54) of *Artemisia dracunculus* were studied under the equal conditions of an introduction experiment. Morphological characteristics of the tetraploid plants are 1.5—2.8 times less than those of the hexaploid and the decaploid plants. Tetraploids developed faster and flowering time of a capitum is generally 3 days shorter. Seed fertility of the tetraploid plants is 4.3—3.7 times lower than that of the hexaploids and the decaploids. Seed set per shoot of the tetraploid plants is 6.5—1.9 times less than that of the hexaploids and the decaploids. The hexaploid plants differ in shoot height, branching intensivity, higher mass input for generative organs. Seed set per shoot of the hexaploid race is 4.2 times more than that of the decaploid. However, seed productivity of the hexaploid plant coenosis over 4 years has been similar to that of the decaploid.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561 : 582.394

© A. B. Doweld

RE-CLASSIFICATION AND NOMENCLATURAL ADJUSTMENTS IN THE GENUS *BOTRYOPTERIS* (*PTERIDOPHYTA*)

А. Б. ДОУЭЛЬД. РЕКЛАССИФИКАЦИЯ И НОМЕНКЛАТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РОДА *BOTRYOPTERIS* (*PTERIDOPHYTA*)

National Institute of Carpology (Gaertnerian Institution)
Moscow
e-mail: nicar@aha.ru
Received 01.03.2000

Незаконное родовое название *Botryopteris* B. Renault non C. Presl заменено на новое *Botryopteridium* nom. nov., из состава рода исключены виды, отличающиеся типом протоксилемы, анатомией черешков, морфологией спорангиев и типом спор. Описаны новые роды каменноугольных папоротников: монотипный род *Primofilix* gen. nov. и *Parabotryopteridium* gen. nov., включающий в себя виды рода *Botryopteris*, выделяемые ранее в отдельную секцию *Tridentata*.

Ключевые слова: ископаемые папоротники, карбон, систематика, номенклатура.

During the preparation of a taxonomic synopsis of fossil plants described from the territory of Russian Federation (Fossil Plants of Russia Project), several later homonyms have been found among generic names in current use in palaeobotany. The *Botryopteris* B. Renault was originally established in 1875 (Renault, 1875a, b) for fossil fertile foliage of so-called *Primofilices* from the Stephanian Carboniferous of France. Taking into consideration the requirements of the International Code of Botanical Nomenclature with respect to cases of generic homonymy in the plant kingdom (Greuter et al., 2000), I propose to substitute *Botryopteris* B. Renault (1875a, b) non C. Presl (1825) by a new generic name, *Botryopteridium* nom. nov.

Meyen (1987) rightly regarded the genus *Botryopteris* as unnatural, comprising several distinct phyletic lines. Snigirevskaya (1962), Holden (1962) and later Phillips (1970), Galtier, Phillips (1977), Holmes (1984) and Galtier, Scott (1985) presented valuable sources of new information on the morphology and anatomy of varios *Botryopteris* species. Three distinct groups of species might easily be recognized in the genus: the *B. antiqua*-group (only one species), the *B. tridentata*-group and the typical *B. forensis*-group. As early Bertrand (1912) recognized two sections within *Botryopteris*, sect. *Tridentata* and sect. *Botryopteris*. Holden (1962) redescribed in detail the most archaic species of the genus, *B. antiqua*, which proved to be distinct from all other species (Galtier, Scott, 1985). Holden (ibid.) admitted the necessity to create at least several subgenera for groups of species within the heterogeneous *Botryopteris*, on the basis of essential differences in protoxylem structure, anatomy of the petioles, morphology of the annulus of sporangia and type of spores within them. Taking into account these differences between the species groups of *Botryopteris*, I now think it's necessary to divide the genus into three distinct genera, *Primofilix* gen. nov. (to accommodate only the aberrant *B. antiqua*), *Parabotryopteridium* gen. nov. (for species of the former *Botryopteris* sect. *Tridentata*) and *Botryopteridium* nom. nov., a substitute for the illegitimate *Botryopteris* B. Renault s. str. (non C. Presl). The necessary nomenclatural adjustments are made below.

Primofilix Doweld gen. nov. — Paleozoic ferns with protostelic stems; protoxylem mesarch; petioles oval, dimorphic, with a single or dimerous protoxylem system, monarch petioles developed in a spiral succession, diarch petioles developed sporophytic buds giving rise to radially organized daughter plantlets; roots diarch; sporangia with a short pedicel and a horizontal multiseriate annulus, aggregated into clusters (not sori) of usually 3 sporangia; spores triangular, trilete, of the *Granulatisporites*-type.
Type: *Primofilix antiqua* (R. Kidston) Doweld.

Primofilix antiqua (R. Kidston) Doweld comb. nov. — *Botryopteris antiqua* R. Kidston, 1908, Trans. Roy. Soc. Edinb. 46 : 362—364, figs. 4—12. Lectotype (Holden, 1962 : 377): Slide 549c, Kidston Coll., Glasgow University (R. Kidston, l.c.: fig. 6).
Monotypic genus.

Parabotryopteridium Doweld gen. nov. — *Botryopteris* sect. *Tridentata* P. Bertrand, 1912, Progr. Rei Bot. 4, 2 : 232. — Paleozoic ferns with protostelic stems; protoxylem triarch, slightly lobed; petioles dimorphic; sporangia not aggregated into sori, slightly pedicellate, with a horizontal subapical annulus; spores oval, trilete, of the *Verrucosisporites*-type.
Type: *Parabotryopteridium tridentata* (Felix) Doweld.
10 species.

1. **Parabotryopteridium tridentata (Felix) Doweld comb. nov.** — *Rachiopteris tridentata* Felix, 1886, Abh. Geol. Specialkart. Preuss. 7, 3 : 12—13 (164—165), tab. 1, fig. 2. — *Botryopteris tridentata* (Felix) W. Gothan, 1919, in Potonié, Lehrb. Paläobot. 1 : 121. — *Botryopteris ramosa* (Williamson) D. H. Scott, 1900, Stud. Foss. Pl.: 291. — *Rachiopteris ramosa* Williamson, 1891, Phil. Trans. Roy. Soc. London, B181 : 261, figs. 19—28. — *Botryopteris minor* P. Corsin, 1937, Inversicaténales: 210—213, tab. 37, figs. 1—3, text—fig. 54. Lectotype (Darrah, 1941, Amer. Midl. Nat. 25 : 240): Felix, 1886, l. c.: tab. 1, fig. 2.

2. **Parabotryopteridium cratis (Millay et T. N. Taylor) Doweld comb. nov.** — *Botryopteris cratis* Millay et T. N. Taylor, 1980, Amer. Jour. Bot. 67 : 768, figs. 1—4, 7, 12—15. Holotype: Coal ball 2089, Illinois, mine N 6 near Carrier Mills, Sahara Coal Company; Middle Pennsylvanian, Carbondale formation (Palaeobot. Coll. Ohio State Univ.).

3. **Parabotryopteridium dichotoma (J. C. Holmes et Galtier) Doweld comb. nov.** — *Botryopteris dichotoma* J. C. Holmes et Galtier, 1983, Palaeontographica, Abt. B, 186, 1—3 : 12, text-figs. 1A—I. Holotype: coal ball N Bx 28, Werister collieries, near Liège, Belgium; Lower Westphalian A (Leclerq Coll., Lab. Paléobot. Univ. Liège).

4. **Parabotryopteridium elliptica (Surange) Doweld comb. nov.** — *Botryopteris elliptica* Surange, 1954, Palaeobotanist, 3 : 84, tab. 1—2, text-fig. 1. Lectotype (here designated): Hemingway Collection N 872, England, Lancashire, Lower Yorkian Shore, Halifax Coal (? Royal Holloway s. n.).

5. **Parabotryopteridium fecunda (Mamay) Doweld comb. nov.** — *Botryopteris fecunda* Mamay, 1950, Ann. Missouri Bot. Gard. 37, 3 : 415, figs. 1—4. Holotype: Slides N 1676—1680, Iowa, Urbandale Mine; Pennsylvanian, Des Moines Series (Washington Univ. Palaeobot. Coll.).

6. **Parabotryopteridium globoza (Darrah) Doweld comb. nov.** — *Botryopteris globosa* Darrah, 1939, Harvard Univ. Bot. Mus. Leafl. 7 : 157—168, pl. 6. Lectotype (here designated): Darrah, l. c.: pl. 6.

7. **Parabotryopteridium hirsuta (Williamson) Doweld comb. nov.** — *Rachiopteris hirsuta* Williamson, 1889, Phil. Trans. Roy. Soc. London, B180 : 161, figs. 9—12. — *Botryopteris hirsuta* (Williamson) D. H. Scott, 1900, Stud. Foss. Pl.: 291. Lectotype (here designated): figs. 9—12 in Williamson, 1889, l. c.

8. **Parabotryopteridium mucilaginosa (Kraentzel) Doweld comb. nov.** — *Botryopteris mucilaginosa* Kraentzel, 1935, Ann. Soc. Géol. Belg. Mém. 58 : 67—68, tab. 1—3, tsb. 4, fig. 4. Lectotype (here designated): Kraentzel, l. c.: tab. 1—3, tab. 4, fig. 4.

9. **Parabotryopteridium spinosa (Mamay) Doweld comb. nov.** — *Botryopteris spinosa* Mamay, 1950, Ann. Missouri Bot. Gard. 37, 3 : 415, figs. 5—8. Holotype: Slides N 1681—1683, Iowa, Urbandale Mine; Pensylvanian, Des Moines Series (Washington Univ. Palaeobot. Coll.).

10. **Parabotryopteridium scottii (J. C. Holmes) Doweld comb. nov.** — *Botryopteris scottii* J. C. Holmes, 1984, Palaeontographica, Abt. B, 191, 1—4 : 23, text-figs. 14A—I. Holotype: Scott slides N 2312A—2317E, Great Britain, Tooter's Hill, Bacup; Early Westphalian B (Nat. Hist. Museum, London).

Botryopteridium Doweld nom. nov. — *Botryopteris* B. Renault, 1875, Ann. Sci. Nat. Sér. 6, Bot. 1 : 223, non C. Presl, 1825, Reliq. Hänk. 1 : 76 — *Botryopteris* sect. *Forensis* P. Bertrand, 1912, Progr. Rei Bot. 4, 2 : 230, nom. illeg. — Paleozoic ferns with siphonostelic stems; protoxylem deeply triarch; radial branches with exarch xylem; petioles dimorphic; roots diarch; sporangia terminal, with a lateral annulus, organized into spherical aggregations exceeding 5 cm in diam.; spores triangular, trilete, presumably of the *Verrucosisporites*-type (amended diagnosis).

Type: *Botryopteridium forensis* (B. Renault) Doweld.

5 species.

1. **Botryopteridium forensis (B. Renault) Doweld comb. nov.** — *Botryopteris forensis* B. Renault, 1875, l. c.: 227—229, tab. 8—10, tab. 11, fig. 20. — *Rachiopteris forensis* (B. Renault) Grand'Eury, 1877, Mém. Acad. Sci. Inst. Fr. 24, 1 : 64. — *Botryopteris augustodunensis* B. Renault, 1875, l. c.: 226, figs. 5—10. — *Botryopteris americana* R. Graham, 1935, Bot. Gaz. 97 : 162, figs. 13—16, 21. Lectotype (here designated): Renault Coll. 106; Upper Carboniferous, Lower Stephanian (Mus. Nat. d'Hist. Nat. Paris) (Renault, 1875, l. c.: tab. 8—10).

2. **Botryopteridium burgkensis (Sterzel) Doweld comb. nov.** — *Sphenopteris burgkensis* Sterzel, 1893, Abh. K. Sächs. Ges. Wiss. Math.-Phys. Kl. 19 : 9, tab. 1, figs. 1—2. — *Botryopteris burgkensis* (Sterzel) Barthel, 1975, Wiss. Zeitschr. Humboldt Univ. Math.-Naturwiss. 24, 4 : 462, nom. invalid. — *Sphenopteris augustii* Sterzel, 1893, l. c.: 11, tab. 1, fig. 5. Lectotype (Barthel, 1975 : 462): Sterzel, 1893, l. c.: tab. 1, figs. 1—2.

3. **Botryopteridium illinoensis (Mamay) Doweld comb. nov.** — *Botryopteris illinoensis* Mamay, 1950, Ann. Missouri Bot. Gard. 37, 3 : 416, figs. 9—10. Holotype: Slides N 1684—1686, Iowa, Urbandale Mine; Pennsylvanian, Des Moines Series (Washington Univ. Palaeobot. Coll.).

4. **Botryopteridium renaultii (C. Bertrand et Cornaille) Doweld comb. nov.** — *Botryopteris renaultii* C. Bertrand et Cornaille, 1910, C. R. Acad. Sci. Paris, 150, 17 : 1021—1022, tab. 38—40, text-fig. 55—59 in Corsin, 1937 : 214—222. Lectotype (Galtier et Phillips, 1977 : 19): slice of foliar number, 76/46—47; Upper Carboniferous (Coll. Lab. Paléobot. Univ. Sci. Polytech. Lille) (Illustration : Corsin, 1937, Inversicaténales : 214—222, tab. 38—40, text-figs. 55—59).

5. **Botryopteridium trisecta (Mamay et H. Andrews) Doweld comb. nov.** — *Botryopteris trisecta* Mamay et H. Andrews, 1950, Bull. Torrey Bot. Club, 77, 6 : 483, tab. 1—7. Holotype: Coal ball WCB 684; Upper Pennsylvanian (H. Shaw School Bot.).

Excluded species:

1. *Botryopteris cylindrica* (Williamson) A. C. Seward, 1910, Foss. Pl. 2 : 438. = *Psalixochlaena cylindrica* (Williamson) H. S. Holden, 1960, Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol. 4, 2 : 55.

2. *Botryopteris dubia* B. Renault, 1875, Ann. Sci. Nat. Sér. 6, Bot. 1 : 229—230. = *Biscalitheca dubia* (B. Renault) Galtier, 1978, Bull. Soc. d'Hist. Nat. Autun, 88 : 18—24.

3. *Botryopteris fraiponti* Leclerq, 1925, Bull. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci. 5—9 : 352—353, figs. 1, 1^{bis}, 2, 2^{bis}. — *Paurodendron fraiponti* (Leclerq) Fry, 1954, Amer. Jour. Bot. 41 : 421. = *Selaginella fraipontii* (Leclerq) Schlanker et G. Leisman, 1969, Bot. Gaz. 130 : 40.

4. *Botryopteris frondosa* Grand'Eury, 1890, Géol. Paléontol. Gard. : 300. = *Zygopteris pinnata* (Grand'Eury) R. Zeiller, 1888, Bass. Valenciennn.: 46.

5. *Botryopteris radiata* Darrah, 1941, Amer. Midl. Nat. 25 : 242, figd. 7—8. — *Paurodendron radiatum* (Darrah) Fry, 1954, Amer. Jour. Bot. 41 : 419. = *Selaginella fraipontii* (Leclerq) Schlanker et G. Leisman, 1969, Bot. Gaz. 130 : 40.

6. *Botryopteris rigolottii* (B. Renault) F. O. Bower, 1908, Orig. Landfl.: 490. = *Grammatopteris rigolottii* B. Renault, 1891, Bull. Soc. d'Hist. Nat. Autun, 4 : 16.

7. *Botryopteris robusta* (Williamson) Hirmer, 1927, C. R. Congr. Stratigr. Carbon. Heerlen : 302, nom. tant. — *Rachiopteris robusta* Williamson, 1880, Phil. Trans. Roy. Soc. London, B171 : 505, nom. prov.

The author wishes to thank Prof. Werner Greuter (Botanisches Museum und Botanischer Garten, Berlin-Dahlem), Dr. Tatiana V. Egorova, Dr. Charles Jeffrey, Dr. Serguei G. Zhilin (Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg) for valuable comments on the manuscript. Special thanks are go to Prof. Jean Galiter (University of Montpellier II) and Dr. Serge Naugolnykh (Geological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow) for helpful palaeobotanical discussion on the Carboniferous plant taxonomy. The paper is a contribution to the Fossil Plants of Russia project (Grant 3450-99).

LITERATURE CITED

Arber E. A. On the past history of the ferns // Ann. Bot. 1906. Vol. 20. P. 215—232.

Barthel M. Neue Erkenntnisse und Fragen über des Oberkarbons und des Unteren Perms // Wiss. Zeitschr. Humboldt Univ. Math.-Naturwiss. Reihe. 1975. Jahrg. 24. H. 4. S. 462—465.

Bertrand C. E., Cornaille F. Les caractèristiques de la trace foliare botryoptéridienne // C. R. Acad. Sci. Paris, 1910. T. 150. N 17. P. 1019—1023.

Bertrand P. L'étude anatomique des fougères anciennes et les problèmes qu'elle soulève // Progr. Rei Bot. 1912. Vol. 4. N 2. P. 182—302.

Bertrand P. Observations sur la classification des fougères anciennes du groupe du Dévonien et du Carbonifère // Bull. Soc. Bot. Fr. 1933. T. 80. P. 527—537.

Corsin P. Contributions à l'étude des fougères anciennes du groupe des Inversicaténales. Lille, 1937. 247 p.

Galtier J., Phillips T. L. Morphology and evolution of *Botryopteris*, a Carboniferous age fern. 1. Observations on Stephanian species // Palaeontographica. 1977. Abt. B. Bd 164. Lief. 1—3. S. 1—32.

Galtier J., Scott A. C. Diversification of early ferns // Proc. Roy. Soc. Edinb. Sect. Biol. Sci. 1985. Vol. 86B. P. 289—301.

Greuter W., McNeill J., Barrie F. R. et al. International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code) adopted by the Sixteenth International Botanical Congress St. Louis, Missouri, July—August 1999. Königstien, 2000. 474 p. (Regnum Veg. 138).

Holden H. S. The morpholody of *Botryopteris antiqua* // Bull. Brit. Nat. Hist. Geol. 1962. Vol. 5. N 9. P. 359—380.

Holmes J. C., Galtier J. Morphology and evolution of *Botryopteris*, a Carboniferous age fern. Pt III. *Botryopteris dichotoma*, a new Westphalian species from Belgium with observations on other species // Palaeontographica. 1983. Abt. B. Bd 186. Lief. 1—3. S. 1—17.

Holmes J. C. Morphology and evolution of *Botryopteris*, a Carboniferous age fern. Pt IV. Branching patterns of the European species *B. hirsuta* and *B. ramosa*. Description of *B. scottii* n. sp. // Palaeontographica. 1984. Abt. B. Bd 191. Lief. 1—4. S. 1—28.

Mamay S. H. Some American Carboniferous fern fructifications // Ann. Missouri Bot. Gard. 1950. Vol. 37. N 3. P. 409—477.

Mamay S. H., Andrews H. N. A contribution to our knowledge of the anatomy of *Botryopteris* // Bull. Torrey Bot. Club. 1950. Vol. 77. P. 462—494.

Meyen S. V. Fundamentals of Palaeobotany. London, 1987. 432 p.

Phillips T. L. Morphology and evolution of *Botryopteris*, a Carboniferous age fern. 1. Observations on some European species // Palaeontographica. 1970. Abt. B. Bd 130. H. 1—3. S. 137—172.

Renault B. Recherches sur les végétaux silicifiés d'Autun et de Saint-Etiène. Étude du genre *Botryopteris* // C. R. Acad. Sci. Paris, 1875a. T. 80. N 3. P. 202—206.

Renault B. Recherches sur les végétaux silicifiés d'Autun et de Saint-Etiène. Étude du genre *Botryopteris* // Ann. Sci. Nat. Sér. 6, Botanique. 1875b. Vol. 1. P. 220—240.

Snigirevskaya N. S. On the morphology and systematics of the genus *Botryopteris* // Paleontol. Zhurn. 1962. N 2. P. 122—132. (In Russian).

Surange K. R. *Botryopteris elliptica* sp. nov. from the Upper Carboniferous of England // Palaeobotanist. 1952. Vol. 3. P. 79—86.

УДК 582.948 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 12

© **О. Д. Никифорова**

СИСТЕМА РОДА *MYOSOTIS* (*BORAGINACEAE*)

O. D. NIKIFOROVA. SYSTEM OF THE GENUS *MYOSOTIS* (*BORAGINACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Поступила 16.06.1999
Окончательный вариант получен 13.06.2001

Приведена система рода *Myosotis*. Определяющими диагностическими признаками секционного ранга являются форма ареолы эремов, форма и опушение чашечки цветка. Описаны 4 новые секции, 5 подсекций, 9 секций.

Ключевые слова: *Boraginaceae, Myosotis,* ареола, секция, морфологические признаки.

Объем рода *Myosotis* L., ограниченный бореальной секц. *Eumyosotis* A. DC., насчитывает около 100 видов (Никифорова, 2000), основной ареал которых находится в бореальной области Северного полушария, охватывает Европу, Северную и переднюю Азию, северную часть Атлантического и Тихоокеанского побережий Северной Америки.

После выхода «Флоры СССР» (Попов, 1953) накопился огромный материал, касающийся видов рода *Myosotis*. Описано около 20 новых видов из Западной Европы, Передней Азии, в том числе из Сибири и Дальнего Востока (Никифорова, 1997, 1998). Восстановлены виды, ранее считавшиеся синонимами, *M. alpestris* и *M. sylvatica.* Изменение границ рода повлекло изменение ранговых соотношений в системе рода. Появились новые данные по морфологии эремов и пыльцевых зерен. Изучение морфологии эремов и других признаков на основе гербарных материалов, хранящихся в Гербариях Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (LE), Центрального сибирского ботанического сада (NS, NSK), Московского ун-та (MW), Главного ботанического сада РАН (MHA) и Гербария им. П. Н. Крылова (TK), дало возможность усовершенствовать систему рода *Myosotis*, предложенную М. Г. Поповым (1953) во «Флоре СССР».

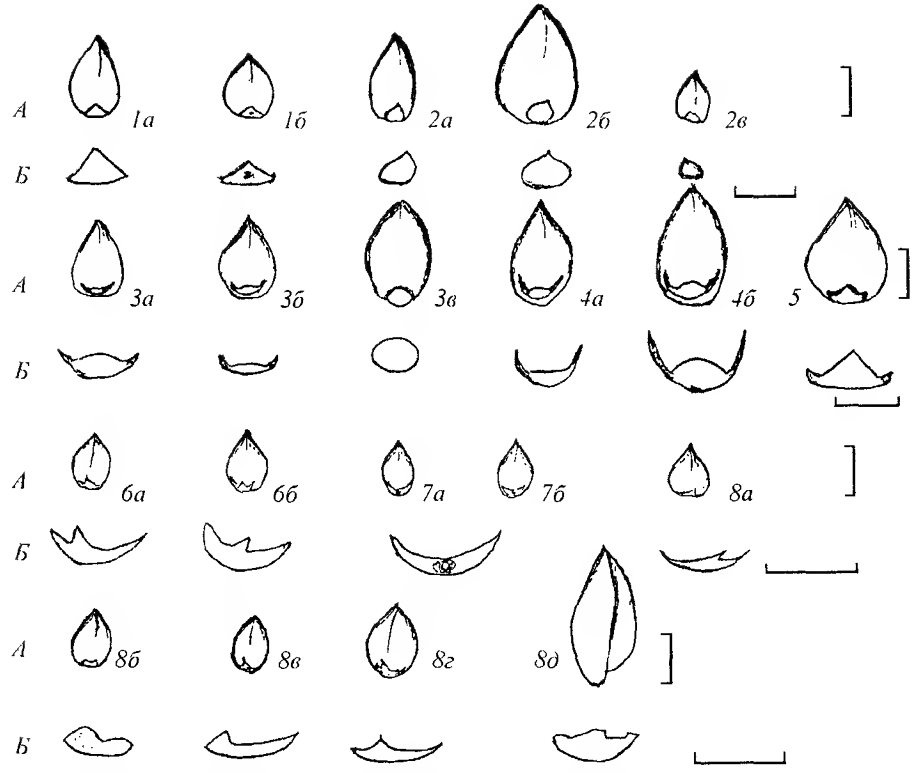
Многие авторы региональных флор и обзоров (Riedl, 1967; Grau, Merxmüller, 1972; Попова, 1976; Доброчаева, 1977) придерживались его системы, не внося в нее заметных корректив. В своей системе Попов использовал 2 важных таксономических признака — форму и характер опушения чашечки цветка. В роде им выделено 2 ряда: *Palustres* и *Sylvaticae,* представленные большей частью многолетними видами, и 2 ряда — *Litorales* и *Arvenses,* состоящие только из однолетних видов.

Значительный вклад в исследование рода *Myosotis* внес немецкий ботаник J. Grau (1964, 1965, 1967, 1968). Вслед за T. Vestergren (1938) он убедительно и на большом фактическом материале показал важность для систематики рода такого диагностического признака, как форма ареолы эремов. Его работы по кариологии и палинологии западноевропейских видов рода позволили провести ревизию этого таксономически сложного рода. Grau установил корреляцию формы ареолы и кариологического признака (основного числа хромосом). Так, виды родства *M. sylvatica* и *M. alpestris*, кроме существенных различий по форме ареолы, имеют разные основные числа хромосом. Grau выявил искусственный характер группы *Sylvaticae*, которая представлена видами с длинной трубкой венчика (*M. decumbens* и близкие ему виды) с 2n = = 32 (n = 8) и короткой трубкой венчика (*M. sylvatica* и близкие ему виды) с 2n = 18 (n = 9).

Следует отметить работы R. Schuster (1967), B. Solange (1969), L. Przywara (1986—1987) и др., посвященные анализу отдельных групп и видов рода.

Таксономический ранг и родство видов секц. *Mediterraneae* по-разному оцениваются систематиками. *M. cyanea* и *M. elongata* не признаются самостоятельными видами и выделяются в качестве подвидов *M. sylvatica* (Grau, Merxmüller, 1972), а *M. lithospermifolia* и *M. olympica* помещены в группу видов близкого родства к *M. alpestris* (Хохряков, 1993). Это вызвано тем, что, с одной стороны, ксероморфный облик и наличие в опушении чашечки прямых или полукрючковатых волосков, а также многостебельность роднят вышеупомянутые виды с видами секц. *Alpestres*, с другой стороны, длинное корневище, присутствие в опушении многочисленных мягких крючковатых волосков (*M. cyanea*) или грубых, более или менее редких (*M. lithospermifolia*) сближает их с видами секц. *Sylvaticae*. Отсюда появляются трудности в определении видов. Названные виды имеют сходную морфологию эремов: они килеватые, узкоэллиптические; ареолы широко или почковидно-эллиптические, расположенные на брюшной стороне с длинными (идут по краю эрема) боковыми кавеями. Важно отметить характер прикрепления эремов к гинобазису у видов данной секции. У большинства видов рода *Myosotis* эремы прикрепляются к гинобазису основанием, ареола находится у основания эрема. У представителей секц. *Mediterraneae* ареола расположена на брюшной стороне эрема. Особенности эремов указывают на самостоятельность и обособленность данных видов как от представителей секц. *Sylvaticae*, так и от видов секц. *Alpestres* и дают основание для выделения их в самостоятельную секц. *Mediterraneae*. Следует обратить внимание коллекторов и исследователей на важность сбора полноценных гербарных материалов, которые должны иметь зрелые эремы, так как их отсутствие в большинстве случаев затрудняет определение видов рода *Myosotis*.

Для выявления закономерностей распределения морфологических признаков в роде *Myosotis* мною проанализированы признаки как близкородственных родов трибы *Myosotideae* Reichenb., так и рода *Trigonotis* Stev., также относящегося к одной эволюционной линии сем. *Boraginaceae*. Некоторые признаки, редкие в одном роде, могут регулярно повторяться в соседних и иметь там видовое или секционное значение. Так, морфологический признак — опушение чашечки короткими прямыми прижатыми волосками — признак секций *Myosotis* и *Stoloniferae*. В то же время данный тип опушения присутствует у всех видов рода *Trigonotis*. Опушение чашечки сильнокрючковатыми волосками — признак секций *Sylvaticae, Mediterraneae, Azorenses* и *Discolores* рода *Myosotis*, а в целом такие волоски характерны для всех видов австрало-новозеландского рода *Exarrhena* R. Br. Анализ состояния данного признака (наряду с другими) в роде *Myosotis* позволил сделать предположение о гибридогенной природе бореального рода *Myosotis*. Мною выделены основные типы формы ареол, встречающиеся в роде *Myosotis* (см. рисунок), и дана морфологическая характеристика при описании секций. Установлено, что форма ареолы — признак секционного ранга в роде. Он коррелирует с формой и характером опушения чашечки, а также с основным хромосомным числом. В таком случае каждое новое состояние признака (формы ареолы) ставит таксон в соответствующий ранг (в данном случае — секционный). Так, *M. azorensis* по опушению чашечки близок к *M. sylvatica*, но треугольная форма ареолы с малозаметными кавеями показывает особое место этого вида в



Форма эремов (*А*) и форма ареол (*Б*) секций и подсекций рода *Myosotis*.

1а, б — sect. *Myosotis*. *2* — sect. *Sylvaticae*: *а* — subsect. *Sylvaticae*; *б* — subsect. *Decumbentes*; *в* — subsect. *Lazicae*. *3* — sect. *Alpestres*: *а, б* — subsect. *Alpestres*; *в* — subsect. *Suaveolentes*. *4а, б* — sect. *Mediterraneae*. *5* — sect. *Azorenses*. *6а, б* — sect. *Litorales*. *7а, б* — sect. *Stoloniferae*. *8* — sect. *Discolores*: *а—г* — subsect. *Discolores*; *д* — subsect. *Refractae*. Масштабная линейка: *А* — 1 мм; *Б* — *1—5* — 0.6 мм; *6—8* — 0.3 мм.

системе рода. Виды секц. *Stoloniferae* по опушению чашечки сходны с видами секц. *Myosotis*, но форма ареолы (полулунная) резко отделяет первые от вторых, для которых обычны треугольные ареолы. Наиболее разнообразны ареолы у видов однолетней секц. *Discolores*, поэтому возникла необходимость выделения 5 рядов и 1 подсекц. *Refractae* с уникальной морфологией эрема и ареолы.

Ряды, выделенные Поповым (1953), за исключением *Arvenses*, признаются в настоящей работе за таксоны в ранге секций. В ряд *Arvenses* sensu M. Popov включены виды разного родства. Типовой вид *M. arvensis* близкородствен *M. sylvatica*, на что указывают опушение чашечки крючковатыми волосками и почковидная ареола, как у всех видов секц. *Sylvaticae*. Кавказский вид *M. lazica* по габитусу и форме волосков чашечки родствен *M. arvensis*, но отличается формой ареолы, что позволяет выделить этот вид в особую подсекцию секц. *Sylvaticae*. Основательной таксономической ревизии мною подвергнуты однолетние виды с длинной трубкой венчика родства *M. discolor*. Морфологические особенности цветка, опушения чашечки эремов, а также пыльцевых зерен discolor-typ дают основание для выделения этих видов в самостоятельные серии и подсекции.

Далее предлагается система рода *Myosotis*.

Gen. *Myosotis*. L. 1753, Sp. Pl. : 31; id. 1954, Gen. Pl., ed. 5 : 63. — *Myosotis* sect. *Eumyosotis* A. DC. Prodr., 1846, 10 : 105. — *Myosotis* subgen. *Eumyosotis* (A. DC.) M. Pop., 1953, Фл. СССР, 19 : 363.

Lectotypus Britton, Brown, 1913 : 85 : *M. scorpioides* L. (= *M. palustris* (L.)L.).

Многолетние, двулетние и однолетние нежные мезофильные травы. Венчик брахиморфный, со сводиками в зеве, тычинки и столбик чаще не выставляются из трубки венчика. Эремы эллиптические, гладкие, голые, блестящие, прикрепляются к плоскому гинобазису своим основанием — ареолой, без мясистых придатков (карункулы). Пыльцевые зерна мелкие 7—8(10) мкм, коконообразные, суженные в экваториальной части, 3-бороздно-оровые. n = 9, 10, 11, 12. Род представлен большей частью бореальными лесными, луговыми и болотными видами, нежными эфемерами.

Sect. 1. *Myosotis*. — *Myosotis* ser. *Palustres* M. Pop. ex Riedl, IV 1967, in Rech. fil. Fl. Iran. 48 : 257, nom. invalid.; subgen. *Eumyosotis* ser. *Palustres* M. Pop., 1953. Фл. СССР, 19 : 363, descr. ross.

Typus: тип рода.

Многолетние мезофильные зеленые растения с длинным ползучим корневищем. Трубка венчика равна или короче чашечки. Чашечка опушена короткими прямыми прижатыми волосками, на 1/4—1/3 и менее надрезана на широкотреугольные зубцы. Эремы килеватые, с треугольной ареолой, без кавей, n = 11.

Ser. 1. *Myosotis*. — *M.* subser. *Palustres* R. Schuster, I 1967, Feddes Repert., Bd 74, Hf. 1—2 : 61, p.p., nom. invalid.; — *M.* subser. *Caespitosae* R. Schuster, I 1967, Feddes Repert., Bd 74, Hf 1—2 : 62, nom. invalid.

Typus: тип рода.

Высокие, до 30 см выс. растения. Соцветия многоцветковые. Чашечка с малозаметными срединными жилками на зубцах.

Species: 1) *M. palustris* (L.) L.; 2) *M. nemorosa* Besser; 3) *M. praecox* Hulphers; 4) *M. laxa* Lehm.; 5) *M. lamottiana* (Br.-Bl. ex Chassagne) Grau; 6) *M. diminuta* Grau ex Riedl; 7) *M. laxiflora* Reichenb.; 8) *M. margaritae* Stepankova; 9) *M. koelzii* Riedl; 10) *M. caespitosa* C. F. Schultz; 11) *M. baltica* Sam.; 12) **M. macrocalyx (Fisch. et Mey.) O. Nikiforova stat. nov.** (*M. caespitosa* var. *macrocalyx* Fisch. et Mey., 1845, Ind. Sem. Hort. Petrop.: 40).

Ser. 2. Rehsteinerianae O. Nikiforova ser. nov.

Plantae nanae, 10—12 cm. Inflorescentia pauciflora. Dentes calycis nervis mediis distincte excedentibus.

Typus: *M. rehsteineri* Wartm.

Низкие до 10—12 см растения. Соцветия малоцветковые. Чашечка с резко выступающими срединными жилками на зубцах.

Species: 13) *M. rehsteineri* Wartm.; 14) *M. bothriospermoides* Kitagawa.

Sect 2. *Sylvaticae* (M. Pop. ex Riedl) Tzvel. 1.03.2000, Опред. сосуд. рас. Сев.-Зап. Росс. : 680; O. Nikiforova, 2000, Turczaninowia, 1 : 8. — Ser. *Sylvaticae* M. Pop. ex Riedl, 1967, in Rech. fil. Fl. Iran. 48 : 258. — Ser. *Sylvaticae* A. Eusylvaticae M. Pop., 1953, Фл. СССР, 19 : 373, descr. ross. — Ser. *Arvenses* M. Pop. ex Riedl, 1967 in Rech. fil. Fl. Iran. 48 : 263 p.p., quoad typum.

Typus: *M. sylvatica* Ehrh. ex Hoffm.

Многолетние мезофильные нежные лесные растения с длинным ползучим корневищем. Трубка венчика короче, равна или длиннее чашечки. Чашечка густо опушенная седоватыми многочисленными прямыми и длинными крючковидными волосками, на 2/3 и более надрезана на ланцетно-линейные зубцы. Эремы узкоэллиптические, слабокилеватые, ареолы почковидные, без кавей, n = 9, 8.

Subsect. 1 Sylvaticae (M. Pop. ex Riedl) O. Nikiforova stat. nov. — Ser. *Sylvaticae* M. Pop. ex Riedl, 1967 in Rech. fil. Fl. Iran. 48 : 258.

Typus: *M. sylvatica* Ehrh. ex Hoffm.

Трубка венчика короче чашечки. Ареола почковидная, n = 9.

Species: 15) *M. sylvatica* Ehrh. ex Hoffm.; 15a) *M. sylvatica* subsp. *sylvatica*; 15б) *M. sylvatica* subsp. *subarvensis* Grau; 16) *M. krylovii* Serg.; 17) *M. austrobaicalensis* O. Nikiforova; 18) *M. sajanensis* O. Nikiforova; 19) *M. sachalinensis* M. Pop.; 20) *M. soleirolii* Gren. et Godron; 21) *M. rivularis* (Vestergren) Khokhr.; 22) *M. subcordata* Riedl; 23) *M. arvensis* (L.) Hill; 23a) *M. arvensis* subsp. *arvensis*; 23б) *M. arvensis* subsp. *umbrata* (Rouy) O. Schwarz.

Subsect. 2. Decumbentes O. Nikiforova, subsect. nov.

Tubus corollae calycis sesqui-duplo longior. Areola reniformis, n = 8.

Typus: *M. decumbens* Host.

Трубка венчика в 1.5—2 раза длиннее чашечки. Ареола почковидная, n = 8.

Ser. 1. Decumbentes O. Nikiforova comb. nov. — subsect. *Decumbentes* O. Nikiforova, hoc loco.

Typus: *M. decumbens* Host.

Тычинки и столбик не выставляются из трубки венчика.

Species: 24) *M. decumbens* Host.; 25) *M. teresiana* Sennen; 26) **M. florentina (Grau) O. Nikiforova, stat. nov.** (*M. decumbens* subsp. *florentina* Grau, 1970, Mitt. Bot. Staatssamml. (München), 8 : 130); 27) *M. pseudovariabilis* M. Pop.; 28) *M. latifolia* Poiret.

Ser. 2. Variabiles O. Nikiforova ser. nov.

Staminae et stylus e tubis corollae exsertae.

Typus: *M. variabilis* M. Angelis.

Тычинки и столбик выставляются из трубки венчика.

Species: 29) *M. variabilis* M. Angelis; 30) *M. kerneri* Dalla Torre et Sarnth.; 31) *M. transsylvatica* Porc.

Subsect. 3. Lazicae O. Nikiforova subsect. nov.

Tubus corollae calycis brevior. Areola reniformi-triangularis.

Typus: *M. lazica* M. Pop.

Трубка венчика короче чашечки. Ареола почковидно-треугольная.

Species: 32) *M. lazica* M. Pop.

Sect. 3. *Alpestres* (T. N. Pop.) O. Nikiforova, 2000, Бот. журн. 85, 1 : 146.

Typus: *M. alpestris* F. W. Schmidt.

Многолетние седовато-зеленые ксеро- и криофильные растения с коротким корневищем. Трубка венчика короче или равна чашечке. Чашечка густо опушенная седыми длинными оттопыренными прямыми серповидными отчасти слабо крючковатыми волосками, на 2/3 надрезана на ланцетные зубцы. Эремы широкоэллиптические, без киля, ареолы эллиптические с боковыми кавеями. n = 12.

Subsect. 1. Alpestres (T. N. Pop.) O. Nikiforova stat. nov. — Ser. *Alpestres* T. N. Pop. 1976, Нов. сист. высш. раст. 13 : 224. — Ser. *Sylvaticae,* B. *Alpestres* M. Pop. 1953, Фл. СССР, 19 : 376 descr. ross.

Typus: *M. alpestris* F. W. Schmidt.

Дерновина плотная, корневище утолщенное, короткое, от которого отходят многочисленные цветоносные и вегетативные побеги. Ареола эллиптическая с боковыми кавеями.

Ser. 1. *Alpestres* T. N. Pop., 1976, Нов. сист. высш. раст. 13 : 224, p.p.

Typus: *M. alpestris* F. W. Schmidt.

Арктические и высокогорные многостебельные растения.

Species: 33) *M. alpestris* F. W. Schmidt; 34) *M. asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg.; 35) *M. alpina* Lapeyr; 36) *M. ambigens* (Beguinot) Grau; 37) *M. corsicana* (Fiori) Grau; 38) *M. albigans* Riedl; 39) *M. superalpina* Khokhr.; 40) *M. schistosa* Khokhr.; 41) *M. austrosibirica* O. Nikiforova; 42) *M. czekanowskii* (Trautv.) R. Kam. et V. Tichomirov.

Ser. 2. Imitatae O. Nikiforova ser. nov.

Plantae planitierum, mesoalpinae ad margines silvarum incolentes, 25—30 cm altae, caespitosae, caulibus binis-ternis (quaternis).

Typus: *M. imitata* Serg.

Равнинные, среднегорные, опушечные 2—3(4)-стебельные растения.

Species: 43) *M. imitata* Serg.; 44) *M. stenophylla* Knaf; 45) *M. popovii* Dobrocz.; 46) *M. ludomilae* Zaverucha; 47) *M. baicalensis* O. Nikiforova; 48) *M. chakassica* O. Nikiforova; 49) *M. ochotensis* O. Nikiforova; 50) *M. densiflora* C. Koch.

Subsect. 2. Suaveolentes O. Nikiforova subsect. nov.

Plantae laxe caespitosae, rhizoma longum repens. Caules vegetativi non congesti. Areola rotunda, caveis lateralibus nullis.

Typus: *M. suaveolens* Waldst. et Kit.

Рыхлодерновинные растения с длинными шнуровидными корневищами. Вегетативные побеги малочисленные, нескученные. Ареола широкая, без боковых кавей.

Species: 51) *M. suaveolens* Waldst. et Kit.; 52) *M. gallica* Vestergren; 53) *M. daralaghezica* T. N. Pop.

Sect. 4. Mediterraneae O. Nikiforova sect. nov.

Plantae perennes incanae rhizomate funiformi longo. Tubus corollae calycis aequalis. Calyx pilis rectis et valde hamatis incanis dense obtectus, in dentes longe lanceolatos incisus. Eremi anguste elliptici, carinati, areolis late vel reniformiter ellipticis, ventralibus, caveis lateralibus longis profundis. n = 9, 10.

Typus: *M. lithospermifolia* (Willd.) Hornem.

Многолетние, однолетние (очень редко), седоватые растения с длинным шнуровидным корневищем. Трубка венчика равна чашечке. Чашечка густо опушенная беловатыми прямыми полуприжатыми и крючковатыми волосками, на 2/3 и более надрезана на длинноланцетные зубцы. Эремы узкоэллиптические, килеватые; ареолы широкоэллиптические или почковидно-эллиптические, расположены на брюшной стороне, с длинными и глубокими боковыми кавеями. n = 9, 10.

Species: 54) *M. lithospermifolia* (Willd.) Hornem.; 55) *M. cyanea* Boiss. et Heldr.; 56) *M. elongata* Strobl.; 57) *M. olympica* Boiss.; 57a) *M. olympica* subsp. *olympica*; 57б) *M. olympica* subsp. *demawendica* (Bornm. ex Vestergren) Riedl; 58) *M. kurdica* Riedl; 59) *M. radix-palaris* Khokhr.; 60) *M. kolakovskyi* Khokhr.; 61) *M. heteropoda* Trautv.

Sect. 5. Azorenses O. Nikiforova sect. nov.

Plantae incano-virides, longe rhizomatosae. Tubus corollae calycis aequalis. Calyx pilis hamatis rectisque appressis tectus, in lobos ad 2/3 longitudinis incisus. Eremi carinati, late traingulares basi lati, apice acutati, areolis basialibus, late triangularibus, caveis lateralibus brevibus.

Typus: *M. azorica* H. C. Watson.

Многолетние седовато-зеленые растения с длинным корневищем. Трубка венчика равна чашечке. Чашечка опушенная крючковатыми и прямыми прижатыми волосками, менее чем на 2/3 надрезана на ланцетные зубцы. Эремы килеватые широкотреугольные, с широким основанием, с заостренной верхушкой; ареолы расположены у основания эремов, широкотреугольные с короткими боковыми кавеями.

Species: 62) *M. azorica* H. C. Watson.

Sect. 6. Litorales (M. Pop. ex T. N. Pop.) O. Nikiforova stat. nov. — *Myosotis* ser. *Litorales* M. Pop. ex T. N. Pop. 1976, Нов. сист. высш. раст. 13 : 223; *Myosotis* ser. *Litorales* M. Pop., 1953, Фл. СССР, 19 : 368 descr. ross.

Typus: *M. litoralis* Stev. ex Bieb.

Однолетние растения. Трубка венчика равна чашечке. Чашечка густо опушенная беловатыми длинными прямыми, неприжатыми волосками, более чем на 1/2 рассечена на ланцетные зубцы. Эремы узколанцетные, килеватые. Ареола глубокая полулунная с асимметричной треугольной верхушкой. n = 12.

Ser. 1. Litorales M. Pop. ex T. N. Pop. 1976, Нов. сист. высш. раст. 13 : 223.

Typus: *M. litoralis* Stev. ex Bieb.

Плодоножки короткие, крепкие, косо вверх направленные, прижатые к стеблю. Растения морских побережий.

Species: 63) *M. litoralis* Stev. ex Bieb.; 64) *M. incrassata* Guss.; 65) *M. pusilla* Loisel.

Ser. 2. Ucrainicae O. Nikiforova ser. nov.

Pedicelli fructiferi longi tenui, horizontaliter declinati. Plantae declivium stepposorum lapidosorum.

Плодоножки более или менее длинные, тонкие, горизонтально отклоненные от стебля. Растения степных каменистых склонов.

Typus: *M. ucrainica* Czern.

Species: 66) *M. ucrainica* Czern.; 67) *M. cadmaea* Boiss.

Sect. 7. Stoloniferae O. Nikiforova sect. nov.

Plantae biennes vel perennes. Tubus corolae calycis aequalis vel breviores. Calyx pilis sparsus appressis vel semiappressis tectus, in dentes lanceolatos incisus. Eremi elliptici, areola ampla, semilunata.

Typus: *M. stolonifera* (A. DC.) Gay ex Leresche et Levier.

Двулетние или многолетние растения. Трубка венчика равна или короче чашечки. Чашечка опушена редкими прямыми прижатыми и полуприжатыми волосками, надрезана на ланцетные зубцы. Эремы эллиптические. Ареола крупная полулунная. n = 12.

Ser. 1. Stoloniferae O. Nikiforova comb. nov. — Sect. *Stoloniferae* O. Nikiforova, hoc. exo. — Ser. *Palustres* subser. *Hirsutae* R. Schuster, I 1967, Feddes Repert. Bd 74, Hf 1—2 : 89, nom. invalid.

Typus: *M. stolonifera* (A. DC.) Gay ex Leresche et Levier.

Чашечка на 2/3 и более рассечена на ланцетные зубцы.

Species: 68) *M. stolonifera* (A. DC.) Gay ex Leresche et Levier; 69) *M. secunda* A. Murray; 70) *M. welwitschii* Boiss. et Reuter; 71) *M. repens* G. Don.; 72) *M. lusitanica* R. Schuster.

Ser. 2. Siculae O. Nikiforova ser. nov.

Calyx in dentes breves lanceolatos ad quadrantes longitudinis fissus.

Typus: *M. sicula* Guss.

Чашечка менее чем на 1/4 рассечена на короткие ланцетные зубцы.

Species: 73) *M. sicula* Guss.; 74) *M. debilis* Romel.

Sect. 8. Discolores O. Nikiforova sect. nov.

Annuae. Tubus corollae calycis multo longior. Calyx pilis numerosis longis rudis uncinatis et semiuncinatis ultra 3/4 longitudinis in dentes angustos longos lanceolatos dissectus. Eremi elliptici vel anguste elliptici, carinati vel abrupte carinati. Areola semilunata vel brevielliptica, apice triangulata asymmetrica.

Typus: *M. discolor* Pers.

Однолетники. Трубка венчика значительно длиннее чашечки. Чашечка опушена многочисленными длинными грубыми крючковатыми и полукрючковатыми волосками, на 3/4 (и более) рассечена на узколанцетные длинные зубцы. Эремы эллиптические и узкоэллиптические, килеватые и резкокилеватые. Ареолы полулунные или короткоэллиптические с асимметричной треугольной верхушкой. n = 12.

Subsect. 1. Discolores (O. Nikiforova) O. Nikiforova subsect. nov. — sect. *Discolores* O. Nikiforova, hoc loco.

Typus: *M. discolor* Pers.

Эремы эллиптические, 1—1.2 мм дл., килеватые, к основанию расширенные. 2n = = 12.

Ser. 1. Discolores (O. Nikiforova) O. Nikiforova comb. nov. — sect. *Discolores* O. Nikiforova, hoc loco.

Typus: *M. discolor* Pers.

Венчик бледно-желтый. Эремы широкоэллиптические, килеватые. Ареола полулунная с асимметричной треугольной верхушкой.

Species: 75) *M. discolor* Pers.; 75a) *M. discolor* subsp. *discolor*; 75б) *M. discolor* subsp. *dubia* (Arrondeau) Blaise; 76) *M. personii* Rouy; 77) *M. congesta* R. J. Schuttlew.; 78) *M. abyssinica* Boiss. et Reut.

Ser. 2. Ramosissimae O. Nikiforova ser. nov.

Corollae coeruleae. Eremi late elliptici, laeviter carinati. Areola reniformia asymmetrica.

Typus: *M. ramosissima* Rochel.

Венчик голубой. Эремы широкоэллиптические, слабокилеватые. Ареола асимметрично почковидная.

Species: 79) *M. ramosissima* Rochel; 80) *M. globularis* Samp.; 81) *M. ruscionensis* Rouy; 82) *M. stricta* Link; 83) *M. uncata* Boiss.; 84) *M. virginica* (L.) B. S. P.

Ser. 3. Minutiflorae O. Nikiforova ser. nov.

Corollae coeruleae. Eremi elliptici carinati. Areola angusti semilunata, apice asymmetrica triangulata.

Typus: *M. minutiflora* Boiss. et Reuter.

Венчик голубой. Эремы эллиптические, килеватые. Ареола узкополулунная с асимметричной треугольной верхушкой.

Species: 85) *M. minutiflora* Boiss. et Reuter; 86) *M. speluncicola* (Boiss.) Rouy.

Ser. 4. Balbisianae O. Nikiforova ser. nov.

Corollae pallide luteae. Eremi late elliptici, carinati. Areola minuta triangulata.

Typus: *M. balbisiana* Jordan.

Венчик желтый. Эремы широкоэллиптические, килеватые. Ареола маленькая, треугольная.

Species: 87) *M. balbisiana* Jordan; 88) *M. vestergrenii* Stroh.

Ser. 5. Kenienses O. Nikiforova ser. nov.

Corollae pallide luteae. Eremi elliptici, basi oblique truncati. Areola ignota.

Typus: *M. keniensis* T. C. E. Fries.

Венчик желто-кремовый. Эремы эллиптические, у основания косо срезанные. Ареола не известна.

Species: 89) *M. keniensis* T. C. E. Fries.

Subsect. 2. Refractae O. Nikiforova subsect. nov.

Eremi 2.0—2.2 mm longi anguste elliptici, ad utrumque finem angustati abrupte carinati.

Эремы узкоэллиптические, 2.0—2.2 мм дл., к обоим концам суженные, с резко выступающим килем. n = 10.

Typus: *M. refracta* Boiss.

Species: 90) *M. refracta* Boiss.; 90a) *M. refracta* subsp. *refracta;* 90б) *M. refracta* subsp. *paucipilosa* Grau; 90в) *M. refracta* subsp. *algagrophila* W. Greuter et Grau.

Таким образом, виды рода *Myosotis* разделены на 8 секций. Секции *Myosotis, Sylvaticae, Alpestre* представлены многолетними бореальными видами и имеют евразийский тип ареала. Секции *Mediterraneae, Azorenses* включают многолетние виды, произрастающие в области Древнего Средиземья. Ареал однолетних секций *Litorales* и *Stoloniferae* ограничен Средиземноморьем. Виды секц. *Discolores* распространены по всей Европе, в том числе и Средиземноморской.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Т. Н. Поповой за ценные советы и замечания при подготовке статьи к печати.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Доброчаева Д. Н. Новые таксоны Бурачниковых Восточной Европы // Нов. сист. высш. и низш. раст. Киев, 1977. С. 114—115.

Никифорова О. Д. Род *Myosotis* L. // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 119—131.

Никифорова О. Д. Новый вид рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) с Дальнего Востока // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 118—120.

Никифорова О. Д. Сибирские виды секции *Alpestres* и *Myosotis* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 140—148.

Попов М. Г. Семейство *Boraginaceae* // Флора СССР. М.; Л., 1953. Т. 19. С. 97—691.

Попова Т. Н. Кавказские представители рода *Myosotis* L. // Нов. сист. высш. раст. Л., 1976. Т. 13. С. 219—228.

Хохряков А. П. О некоторых видах незабудок (*Myosotis* L., *Boraginaceae*) флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. СПб., 1993. Т. 29. С. 110—116.

Grau J. Die Zytotaxonomie der *Myosotis alpestris* und der *Myosotis silvatica*-Gruppe in Europa // Österr. Bot. Zeitschr. 1964. Bd 111. Hf. 5. S. 561—617.

Grau J. Cytotaxonomische Bearbeitung der Gattung *Myosotis* L. I. Atlantische Sippen um *Myosotis secunda* A. Murr. // Mitt. Bot. München. 1965. Bd 5. P. 675—688.

Grau J. Cytotaxonomische Bearbeitung der Gattung *Myosotis* L. II. *Myosotis sicula* s. l. // Mitt. Bot. München. 1967. Bd 6. P. 517—530.

Grau J. Cytotaxonomische Bearbeitung der Gattung *Myosotis* L. III. Die Annullen sippen // Mitt. Bot. München. 1968. Bd 7. P. 17—100.

Grau J., Merxmüller H. *Myosotis* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 111—117.

Britton N. L., Brown H. A. An illustrated flora of the Northern United States, Canada and British Possessions, New York, 1913. Vol. 3. 85 p.

Przywara L. Biosystematic studies on the series *Palustres* M. Pop. of the genus *Myosotis* L. from Poland // Fragm. florist. geobot. 1986—1987. An 31—32. PS. 1—2. P. 77—116.

Riedl H. *Myosotis* L. // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz, 1967. Fg. 48. S. 213—261.

Schuster R. Taxonomische Untersuchungen über die Serie *Palustres* M. Pop. der Gattung *Myosotis* L. // Feddes Repert. 1967. Bd 74. Hf 1—2. S. 39—98.

Solange B. Considerations biosystematiques sur le groupe *Myosotis* «*discolor*» // Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, 1969. T. 268. Ser. D. P. 2682—2685.

Vestergren T. Systematische Beobachtungen über *Myosotis sylvatica* (Ehrh.) Hoffm. und verwandte Formen // Ark. Bot. (Stockholm). 1938. Vol. 29a. N 8. S. 1—39.

SUMMARY

The author limits the genus *Myosotis* L. by the A. De Candolle's section *Eumyosotis* A. DC. The genus *Myosotis* s. str. comprises about 100 species and subspecies. The system of the genus is given; it includes 8 sections. 4 sections, 5 subsections, 9 series are described.

УДК 582.998

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 12

© О. В. Чернева

СИСТЕМА СЕКЦИИ *CHAETOCARPAE* РОДА *JURINEA* (*ASTERACEAE*)

O. V. TSCHERNEVA. SYSTEM OF THE SECTION *CHAETOCARPAE*
OF THE GENUS *JURINEA* (*ASTERACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 13.03.2001

Представлен критический обзор видов секц. *Chaetocarpae* рода *Jurinea*. Уточнены состав и границы секции, составлено ее описание. Все это позволяет оценить разнообразие видов секции, которые сгруппированы в 4 группы родства — подсекции, и проанализировать особенности их географического распространения.

Ключевые слова: *Jurinea*, Средняя Азия.

Настоящее исследование посвящено критическому анализу видов секц. *Chaetocarpae* Iljin рода *Jurinea* Cass. Секц. *Chaetocarpae* в рамках границ, предложенных М. М. Ильиным (1962), представляет очень сложную группу видов, которые не являются единой группой родства. Критический анализ видов этой разнородной группы позволил выявить внутри нее группу родственных видов, представляющих настоящую секц. *Chaetocarpae* Iljin, s. str. Для этой секции уточнен объем, проанализирован видовой состав. В секции осталось 11 видов из 27, ранее рассматриваемых в границах этой секции. Составлено уточненное описание секции. Критический анализ признаков видов секции позволил существенно пересмотреть структуру ее, сгруппировав виды секции в 4 группы родства — подсекции. Проанализированы и остальные виды этой разнородной группы, что позволило наметить новые секции рода.

Секция *Chaetocarpae* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 сер. 5, 677, р. maxm. р. — Stirp. *Jurinea chaetocarpae* Korsh. 1894, Изв. АН : 1, 2 : 126. — Sect. *Platycephalae* Benth., 1873, in Benth. et Hook. Gen. pl. 2,1 : 473, p.p.

Корзинки одиночные на верхушках стеблей или ветвей, многоцветковые. Обертки чашевидные. Листочки обертки черепитчатые, многорядные, все коротко заостренные, наружные и средние отклоненные наружу или все вверх торчащие, неравные по длине или почти все равнодлинные. Семянки четырехгранные, продолговатые, железистые или без железок, с хорошо выраженной скульптурой, продольно-бугорчатые либо по всей поверхности, либо только в верхней половине, бугорки на верхушке с прижатыми щетинками либо шипиками, с зубчатой коронкой. Хохолок остающийся либо опадающий, щетинки хохолка бородчатые либо коротко перистые. Многолетние растения с простыми либо незначительно ветвистыми в нижней половине, либо растопыренно ветвистыми в верхней половине стеблями. Листья тонкокожистые, перисторассеченные, перистораздельные либо перистозубчатые, реже цельные или лировидные.

Тип: *J. chaetocarpa* (Ledeb.) Ledeb.

Подсекция 1. Recurvatae Tschern. subsect. nov. — Involucri phylla carinata, inaequilonga, exteriora et media recurvata; achenia eglandulosa, tota facie usque ad basin achenium dense longitudinaliter tuberculata, tuberculis apice setis longiusculis vel brevis appressis instructis; caules simplices vel rarius in demidio inferiore pauciramosi, omnes in demidio inferiore foliosi.

Typus: *J. chaetocarpa* (Ledeb.) Ledeb.

Листочки обертки килеватые, неравные по длине, наружные и средние отогнутые наружу; семянки без железок, по всей поверхности до основания семянки густо продольно-бугорчатые, бугорки на верхушке с длинными или короткими прижатыми щетинками; стебли простые или реже незначительно ветвистые в нижней половине, все в нижней половине облиственные.

Тип: *J. chaetocarpa* (Ledeb.) Ledeb.

1. *J. chaetocarpa* (Ledeb.) Ledeb., 1838, in DC. Prodr. 6 : 676; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 680, табл. 51, рис. 3; Грубов, 1982, Опред. раст. Монголии: 261; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 393; Губанов, 1996, Конспект фл. Внешн. Монголии: 102. — *Serratula chaetocarpa* Ledeb., 1833, Fl. Alt. 4: 42; id. 1834, Ic. pl. fl. Ross., 5, tabl. 490. — *Jurinea scapiformis* Shih, 1984, Bull. Research, 4, 2: 62, cum tabl. — *J. margalensis* auct. non Iljin: Губанов, 1996, Конспект фл. Внешн. Монголии: 103.

Описан из Казахстана. Тип: «In salsis siccis ad fl. Irtysch, Meyer» (LE).

Казахстан (Зайсанская котловина, Прибалхашские пустыни, Джунгарский Алатау), Монголия (Монг. Алтай, Джунг. Гоби), Китай (Синьцзян: сев.-зап.).

Среди видов подсекции выделяется хохолком, опадающим при созревании семянки целиком или пучками.

2. *J. persimilis* Iljin, 1924, Бот. мат. 5, 11—12 : 164, incl. var. *macrachenia* Iljin et var. *ramosa* Iljin; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 680, табл. 51, рис. 1, incl. f. *indivisia* Iljin; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 394.

Описан из Казахстана. Лектотип (Чернева, h. l.): «Montes cretacei Ak-tau, prope Kade, per declive cretaceo, 3 V 1906, N 157, W. Dubjansky» (LE).

Казахстан (Приаральские пустыни, Прикаспийская низменность, Устюрт, Мангышлак), Узбекистан (Кызылкум: Султануиздаг), Туркменистан (Каракум: зап., Устюрт).

Широко распространенный северопустынный вид. От родственного *J. chaetocarpa* отличается более мелкими (10—18, а не 15—25 мм в диам.) корзинками, наружными и средними листочками обертки, отогнутыми наружу только верхушками (а не наполовину или на 2/3), листьями с обеих сторон беловойлочными (а не серопаутинистыми), прикорневыми и нижними стеблевыми перисторассеченными на линейные, волнистые по краю (а не на продолговатые, туповатые, обычно по краю не волнистые, или слегка волнистые) боковые сегменты и неопадающим хохолком.

Подсекция 2. Erectae Tschern. subsect. nov. — Involucri phylla applanata, inaequilonga, omnia erecta vel rarius exteriora et media leviter declinata; achenia eglandulosa, vel minute sparse glandulosa, plerumque solum sub coronam longitudinaliter tuberculata, tuberculis ad basin achenii decurrentis in plicas longitudinales interruptas transeuntis apice vel breviter appresse aculeolatis vel in aculeolum bipartitum productis; caules simplices vel rarius in demidio inferiore pauceramosi, omnes in demidio inferiore foliosi.

Typus: *J. mutliloba* Iljin.

Листочки обертки плоские, разной длины, все вверх торчащие или реже наружные и средние слегка отклоненные; семянки без железок или мелко рассеянно-железистые, обычно под коронкой продольно-бугорчатые, бугорки к основанию семянки низбегающие в продольные прерывистые складки на верхушке с короткими прижатыми шипиками или бугорки на верхушке обычно с двураздельными шипиками; стебли простые или реже в нижней половине незначительно ветвистые, все в нижней половине облиственные.

Тип: *J. multiloba* Iljin.

3. *J. multiloba* Iljin, 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5, 11—12 : 162, incl. var. *aulieatensis* Iljin et. var. *longicorolla* Iljin; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 682, incl. subsp. *aulieatensis* Iljin; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 394. — *J. longicorollaris* (Iljin) Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 684.

Описан из Казахстана. Лектотип (Чернева, h. l.): «Prope paludem Oxia, arenae in summo monte Bilj-Aran, 4 V 1904, N 175, W. Dubjansky» (LE).

Казахстан (Муюнкум, Прибалхашские пустыни, Приаральские пустыни, Прикаспийская низменность, Закаратаусская подгорная равнина, Устюрт, долина р. Сырдарья, Зап. Тянь-Шань: хребты Каратау, Таласский Алатау, Сев. Тянь-Шань: Чу-Илийские горы, хребты Киргизский Алатау, Заилийский Алатау), Киргизстан (Зап. Тянь-Шань: хр. Таласский Алатау), Узбекистан (Кызылкум: Султануиздаг, Устюрт, долина р. Амударья).

Широко распространенный вид, в районе Устюрта наблюдаются переходные формы к *J. persimilis*.

4. *J. lanipes* Rupr. 1869, Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.), ser. 7, 14, 4 : 58; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 690; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 396. — *J. flaccida* Shih, 1984, Bull. Bot. Research, 4, 2 : 61.

Описан из Киргизстана. Лектотип (Чернева, h. l.): «Am Eingange in die Dschaman-Daban-Schlucht, 19 VII 1867, OstenSacken» (LE).

Казахстан (Джунгарский Алатау, Сев. Тянь-Шань: хребты Кунгей Алатау, Заилийский Алатау, Кетменьтау), Киргизстан (Зап. Тянь-Шань: хребты Таласский Алатау, Ферганский; Сев. Тянь-Шань: хребты Киргизский Алатау, Кунгей Алатау; Внутренний Тянь-Шань: Терскей Алатау, горы в среднем течении р. Нарын; Памиро-Алай: хребты Алайский, Заалайский, Алайская долина), Таджикистан (Памиро-Алай: хр. Алайский, Восточный Памир), Китай (Синьцзян: Джунгария).

Широко распространенный в предгорьях, очень полиморфный вид. Сильно варьирует по степени рассеченности листовых пластинок. Наблюдается целая гамма разнообразия форм прикорневых и нижних стеблевых листьев, от перисторассеченных до лировидных или цельных.

5. *J. suidunensis* Korsh. 1894, Изв. Акад. наук, сер. 5, 1, 2 : 128; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 681; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 394. —

J. dshungarica (Rubtz.) Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 683. — *J. chaetocarpa* (Ledeb.) Ledebur subsp. *dshungarica* Rubtz., 1940, Бот. мат. (Ленинград), 8, 5 : 65.

Описан из Китая. Тип: «Prope Suidun, 8 V 1878, A. Regel» (LE).

Казахстан (Прибалхашские пустыни, Джунгарский Алатау), Китай (Синьцзян: Джунгария).

Среди видов подсекции выделяется наличием хорошо заметных ушков у средних и верхних стеблевых листьев.

6. *J. margalensis* Iljin, 1925, Тр. Туркест. научн. общ. 2 : 22, табл. 4 (sub nom. *J. nargalensis*); он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 682; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 394.

Описан из Казахстана. Тип: «Юго-восточное Прибалхашье, Маргалы (Наргалы), песчаная возвышенная равнина, 1910, № 65, В. Стекольников» (LE).

Казахстан (Прибалхашские пустыни).

Среди видов подсекции выделяется, так же как и очень близкий к нему *J. lipskyi*, мелко рассеянно железистыми семянками.

7. *J. lipskyi* Iljin, 1925, Тр. Туркест. научн. общ. 2 : 23, табл. 5; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 687; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 395.

Описан из Казахстана. Лектотип (Чернева, h. l.): «Семиреченская обл., Копальский у., Копал, 1 VII 1909, № 1857, В. Липский» (LE).

Казахстан (Прибалхашские пустыни, Джунгарский Алатау: юго-зап. отроги, долины рек Текес и Ельчин-Уйрюк).

От *J. margalensis* отличается наличием на бугорках семянки двураздельных шипиков.

Подсекция 3. Glandulosae Tschern. subsect. nov. — Involucri phylla applanata, erecta, inaequilonga; achenia minute glandulosa, plerumque sub coronam sculpturata, sculptura e tuberculis breviter appresse aculeolatis formata; caules in demidio superiore divaricato ramosi, tota longitudine foliosi.

Typus: *J. adenocarpa* Schrenk.

Листочки обертки уплощенные, все вверх торчащие, неравные по длине; семянки мелко железистые, преимущественно под коронкой со скульптурой, состоящей из бугорков, несущих на верхушке короткие прижатые щетиночки; стебли в верхней половине растопыренно ветвистые, по всей длине облиственные.

Тип: *J. adenocarpa* Schrenk.

8. *J. adenocarpa* Schrenk, 1841, in Fisch. et Mey. Enum. Pl. Nov. 1 : 40; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 687, incl. var. *latifolia* Iljin; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 395.

Описан из Казахстана. Лектотип (Чернева, h. l.): «In campis ad fl. Ajagus versus montes Arganaty, 1 VI 1840, Schrenk» (LE).

Казахстан (Алакульская впадина, Приаральские и Прибалхашские пустыни, долина р. Сырдарьи, Джунгарский Алатау, Сев. Тянь-Шань: Чу-Илийские горы).

9. *J. krascheninnikovii* Iljin, 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5, 11—12 : 165; он же, Фл. СССР, 27 : 686, incl. var. *arenicola* Iljin; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 395.

Описан из Казахстана. Лектотип (Чернева, h. l.) : «Kysyl-dshingil, fl. Sary-su (inferior pars fluminis) cierumject. Mujun-kum, saxum arenosum, 1 VI 1914, N 5201, H. Krascheninnikov» (LE).

Казахстан (Тургай, Приаральские и Прибалхашские пустыни, Прикаспийская низменность, нижнее течение р. Сары-су, Муюнкум, Прикаратауская подгорная равнина).

Вид очень близкородствен *J. adenocarpa*, от которого отличается более жесткими, прутьевидноветвистыми стеблями, бородчатыми, с густо расположенными бородками (а не перистыми), щетинками хохолка и рыхло (а не густо) железистыми семянками. При описании вида наличие железок в покрове семянок не было указано.

Подсекция 4. Aequilongae Tschern. subsect. nov. — Involucri phylla applanata, erecta vel exteriora et media leviter declinata, omnia aequilonga; achenia eglandulosa, plerumque sub coronam sculpturata, sculptura e tuberculis breviter appresse aculeatis formata; caules simplices vel in demidio inferiore pauciramosi, tota longitudine foliosi.

Typus: *J. modesti* Czer.

Листочки обертки уплощенные, все вверх торчащие или наружные и средние слегка отклоненные, все равной длины; семянки без железок или рассеянно мелкожелезистые, преимущественно под коронкой со скульптурой, состоящей из бугорков, на верхушке несущих короткие прижатые шипики; стебли простые или в нижней половине незначительно ветвистые, облиственные по всей длине.

Тип: *J. modesti* Czer.

10. *J. modesti* Czer. 1981, Сосудистые раст. СССР: 82; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 396. — *J. lanipes* Rupr. subsp. *foliosa* Iljin, 1928, Изв. Главн. бот. сада СССР, 27, 1 : 83. — *J. foliosa* (Iljin) Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 689, non Sonklar (1870). — *J. iljinii* Soo, 1969, Acta Bot. Acad. Sci. Hungar. 15, 3—4 : 345, non Grossh. (1947).

Описан из Киргизстана. Тип: «Александровский хр., дол. р. Аламедин, склон увала г. Шекуле, 27 V 1916, № 335, А. Савенкова» (LE).

Киргизстан (Сев. Тянь-Шань: хр. Киргизский Алатау; Внутр. Тянь-Шань: хребты Ферганский сев.-зап., Киргизский, горы в среднем течении р. Нарын).

11. *J. almaatensis* Iljin, 1937, Бот. мат. (Ленинград), 7, 3 : 58; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 690; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 396.

Описан из Казахстана. Тип: «Jugum Zailisky Alatau. In saxosis prope Sartsai ad fl. M. Almatinka, 20 IX 1933, M. Popov» (LE).

Казахстан (Сев. Тянь-Шань: хр. Заилийский Алатау).

Вид близкородствен *J. modesti*, от которого отличается лировидно-раздельными или почти перисторассеченными (а не цельными или слегка лировидными), жестковатыми прикорневыми и нижними стеблевыми листьями.

Благодарности

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 00-04-48979).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильин М. М. Наголоватка — Jurinea Cass. // Флора СССР. М.; Л., 1962. Т. 27. С. 538—704.

SUMMARY

A revision of the section *Chaetocarpae* of the genus *Jurinea* is presented. The composition and the limits of the section are adjusted, its description is made. This allows to evaluate the section species diversity, to classify the species into 4 affinity groups of the subsection level and to analyse features of their geographical distribution.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9

© С. Р. Майоров, Н. М. Решетникова

О НАХОДКЕ *GLYCERIA STRIATA* (*GRAMINEAE*) В СМОЛЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

S. R. MAJOROV, N. M. RESHETNIKOVA. ON THE RECORD OF *GLYCERIA STRIATA* (*GRAMINEAE*) IN SMOLENSK REGION

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Поступила 18.05.2001

Приведены сведения о месте нахождения и условиях обитания *Glyceria striata*, впервые отмеченного на территории России. Указываются его диагностические отличия.

Ключевые слова: *Glyceria striata*, Смоленская обл., адвентивная флора.

При изучении флоры национального парка «Смоленское Поозерье», расположенного в северо-западной части Смоленской обл., нами была найдена большая популяция *Glyceria striata* (Lam.) Hitchc. (манник складчатый). Он растет по берегам озер Рытое и Мутное, а также вдоль протоки, соединяющей эти озера (рис. 1). На оз. Рытое манник встречен на восточном и западном берегах. На восточном берегу он обитает по краю черноольшаника у береговых отмелей, на западном — на сыром закустаренном злаково-разнотравном лугу по границе тростника. Издалека формой роста он напоминает *Agrostis stolonifera*, формируя местами сплошное покрытие площадью несколько квадратных метров. У оз. Мутное и по берегам протоки *G. striata* произрастает в меньшем количестве по заболоченному березняку с ольхой и елью. Растет манник по восточному берегу оз. Рытое, где на поверхность выходят слои известняка, и по береговым наносам на известняке. По берегу оз. Мутное он собран с торфянистой почвы. Местообитания не производят впечатления сколько-нибудь нарушенных воздействием человека, так как поблизости от них имеются лишь тропинки.

Образцы собраны и переданы в гербарий Московского государственного университета (МГУ) (MW) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН) (LE): Смоленская обл., Демидовский р-н. Юго-восточный берег оз. Рытое (55°30′ с. ш., 31°46′ в. д.), опушка ольшаника у отмели, занимает стелющимися побегами площадь в несколько квадратных метров, 20.08.1999, Н. Решетникова; берег оз. Мутное у протоки к оз. Рытое (55°31′ с. ш., 31°47′ в. д.), сырой ольшаник с елью у протоки, 26.06.2000, Н. Решетникова; северо-западный берег оз. Рытое (55°31′ с. ш., 31°45′ в. д.), заболоченный закустаренный луг, 28.06.2000, Н. Шведчикова.

Манник складчатый — североамериканское растение, обитающее по берегам водоемов и в сырых лесах (Magee, Ahles, 1999). Вид впервые отмечен в России. Ранее на территории бывшего СССР указывался только для Украины — Днепровский флористический район, Киевская обл., близ г. Белая Церковь в качестве одичавшего растения из парка «Александрия» (Цвелёв, 1976). В Европе известен как заносное из Франции, Швейцарии, Швеции (Holub, 1980).

Gliceria striata относится к секц. *Striatae* Church, характеризующейся наличием 2 тычинок и бескрылыми килями верхних чешуй. Этот вид имеет очень маленькие

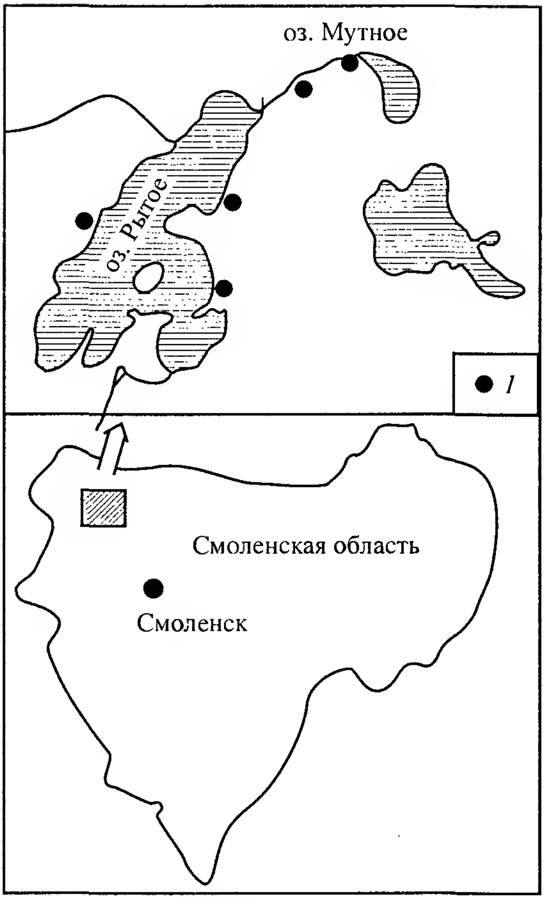


Рис. 1. Местонахождения *Glyceria striata* (Lam.) Hitchc. в Смоленской области.

1 — точки сбора образцов.

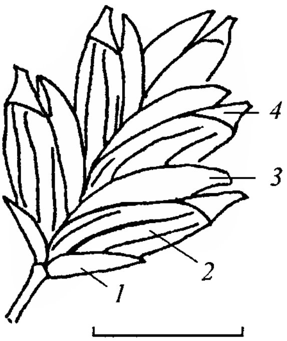


Рис. 2. *Glyceria striata* (Lam.) Hitchc.

Общий вид колоска: *1* — колосковая чешуя, *2* — нижняя цветковая чешуя, *3* — пленчатая часть нижней цв чешуи, *4* — верхняя цветковая чешуя. Масштабная линейка: 1 мм.

колоски (не превышающие 5 мм) по 3—5 цветков в каждом (рис. 2), уплощенные с боков. Цветки мелкие — нижние цветковые чешуи 1.2—1.6 мм (рис. 2), с широкой прозрачной каймой по краю чешуй. Хорошо отличается от всех прочих манников нашей флоры мелкими малоцветковыми колосками.

Манник складчатый вполне натурализовался на берегах озер Рытое и Мутное и производит впечатление аборигенного вида. Следует ожидать дальнейшего расселения этого растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Holub J. Glyceria R. Br. // Flora Europaea. Vol. 5. 1980. P. 179—181.

Magee D. W., Ahles H. Flora of the Northeast. A manual of the vascular flora of New England and adjacent New York. Amherst: The University of Massachusetts Press. 1999. 1213 p.

SUMMARY

Information about a record of *Gliceria striata* (Lam.) Hitchc., a new species for the territory of Russia, is presented.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.9(470.21) : 502.72

© В. А. Костина,[1] Н. Г. Берлина [2]

ОЧЕРК ФЛОРЫ ЛАПЛАНДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

V. A. KOSTINA, N. G. BERLINA. OUTLINE OF THE FLORA OF THE LAPLAND STATE BIOSPHERE RESERVE (MURMANSK REGION)

[1] Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН
г. Кировск Мурманской обл.
[2] Лапландский государственный биосферный заповедник
г. Мончегорск Мурманской обл.

Поступила 04.05.2000

Рассмотрены результаты инвентаризации флоры Лапландского государственного заповедника, насчитывающей 591 вид сосудистых растений (418 аборигенных и 173 заносных), в том числе 82 охраняемых и нуждающихся в охране. Обсуждаются таксономический и географический состав флоры, фитоценотическая роль некоторых видов, распространение заносных растений.

Ключевые слова: флора, Лапландский заповедник, аборигенные виды, редкие виды, заносные виды.

Лапландский государственный биосферный заповедник расположен в западной части Мурманской обл. Территория заповедника площадью 278 тыс. га представляет собой типичный участок среднегорного района, характеризующегося чередованием озерных котловин, речных долин и всхолмленных равнин с небольшими по площади горными поднятиями с абсолютными высотами 400—1100 м и четко выраженной вертикальной поясностью. У подножий гор и в их нижних частях (до 300 м над ур. м.) развиты леса, на высотах 300—380 м выражен пояс березового криволесья, выше господствуют горные тундры (Некрасова, 1935, 1938; Боброва, Качурин, 1936; Семенов-Тян-Шанский, 1988).

Основными типами растительных сообществ являются северотаежные хвойные леса. Наиболее распространены лишайниковые, лишайниково-зеленомошные и чернично-вороничные сосняки, чернично-вороничные и влажноразнотравные ельники, чернично-вороничные и влажноразнотравные производные березняки и березовые криволесья. Горные тундры представлены главным образом кустарничковыми, зеленомошно-кустарничковыми и лишайниковыми вариантами. На территории заповедника встречаются болота различного типа. Преобладают грядово-мочажинные, травяно-сфагновые, травяно-гипновые и кустарничково-соснововo-сфагновые болотные комплексы. По берегам рек, озер, ручьев развиты ивняки и прибрежно-водные сообщества. Последние представлены чистыми зарослями *Carex aquatilis*,[1] *C. vesicaria, Equisetum fluviatile, Phragmites australis* (Некрасова, 1935, 1938; Боброва, Качурин, 1936; Растительность..., 1980; Непатаев, 1988, и др.).

Представления о флоре и растительности территории до создания заповедника были весьма скудными (Некрасова, 1935, 1960). Систематическое изучение растительного покрова началось с 1930 г. Однако первая флористическая сводка, объединившая материалы, полученные до 1939 г. (с незначительными более поздними дополнениями), была опубликована Т. П. Некрасовой лишь в 1960 г. Для заповедника было указано 360 видов сосудистых растений (Некрасова, 1960). Существенный вклад в исследование флоры внесли Н. А. Сыроид (1980) и З. Х. Аблаева (1981), пополнившие список сведениями о 195 видах. В 1983 г. в состав заповедника вошли новые участки, обследование которых позволило расширить конспект флоры до 559 видов (Берлина, 1997).

---

[1] Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

Тем не менее работу по изучению флоры Лапландского заповедника нельзя считать завершенной. Авторы в течение ряда лет проводят повторную инвентаризацию. Данная публикация базируется на результатах обработки сборов авторов и ряда коллекторов гербария Лапландского заповедника. Учтены все литературные данные, а также сведения, любезно предоставленные Ботаническим музеем ун-та г. Хельсинки (Финляндия).

По итогам ревизии гербарного фонда из ранее опубликованного списка флоры заповедника (Берлина, 1997) должны быть исключены: *Cystopteris dickieana, Salix dasyclados, Draba norvegica, Chrysosplenium alternifolium, Trifolium arvense, Viola arenaria, V. canina, Conioselinum tataricum.* С другой стороны, выявлено 40 новых для заповедника видов: *Diplazium sibiricum, Botrychium multifidum, Alopecurus arundinaceus, Eleocharis quinqueflora, Carex acuta, C. buxbaumii, C. grahamii, C. livida, C. media, C. tenuiflora, Salix arctica, Stellaria hebecalyx, Cerastium arvense, Gypsophila fastigiata, Dianthus barbatus, D. chinensis, Papaver somniferum, Descurainia sophia, Erysimum cheiranthoides, Armoracia rusticana, Brassica campestris, B. juncea, Lepidium ruderale, Malus domestica, Potentilla intermedia, Alchemilla baltica, A. gracilis, A. monticola, Padus borealis, Trifolium medium, Vicia sativa, Lathyrus aleuticus, Pisum sativum, Heracleum sosnowskyi, Galeopsis bifida, Solanum tuberosum, Lycopersicon esculentum, Galium verum, Carduus crispus, Centaurea scabiosa.*

Таким образом, к настоящему времени на территории Лапландского заповедника зарегистрирован 591 вид сосудистых растений, представляющих 264 рода из 76 семейств. 173 вида (29.27 % от общего числа) составляют адвентивную часть флоры.

Аборигенными для флоры заповедника являются 418 видов, относящихся к 67 семействам и 181 роду, из них 36 видов (8.61 % состава аборигенной флоры) сосудистых споровых, 5 видов (1.20) голосеменных, 132 вида (31.58) однодольных и 245 видов (58.61) двудольных. Подобное соотношение основных систематических групп достаточно закономерно для умеренно высоких широт Голарктики (Толмачев, 1970, 1974; Шмидт, 1979). Довольно точно региональную принадлежность флоры определяет ее таксономический состав (табл. 1). Первые 10 семейств содержат 255 видов, т. е. 61 % состава аборигенной флоры. Лидирующее положение занимают сем. *Cyperaceae, Asteraceae* и *Poaceae,* что характерно для флор бореальной области (Толмачев, 1970, 1974; Шмидт, 1979).

Как правило, ведущие семейства включают в себя доминанты растительного покрова. Виды сем. *Cyperaceae* из родов *Baeothryon, Carex* и *Eriophorum* играют весьма заметную роль в лесных, болотных, прибрежно-водных и тундровых ценозах. Большинство из них (*Carex brunnescens, C. cinerea, C. paupercula, C. vaginata* и др.) имеют очень широкую экологическую амплитуду и обитают в различных сообществах. Лишь некоторые представители семейства весьма требовательны к условиям произрастания и встречаются относительно редко или на ограниченных площадях. Так, *Carex loliaceae* и *C. tenuiflora* связаны с сырыми тенистыми, часто с обилием сфагновых мхов, ельниками, а *C. ericetorum* — с сухими коренными сосняками. *C. limosa, C. livida* и *C. rhynchophysa* приурочены к обводненным топям болот.

По своему значению в сложении растительных группировок помимо сем. *Cyperaceae* выделяются сем. *Ericaceae* и *Salicaceae* (табл. 1), виды которых (*Arctous alpina, Vaccinium uliginosum* и *Salix glauca, S. myrsinites* и др.) являются основными компонентами как тундровых, так лесных и болотных ценозов.

Некоторые широко распространенные и аспектирующие растения относятся к семействам, представленным в Мурманской обл. 1—3 видами (табл. 1). Прежде всего

ТАБЛИЦА 1

Таксономический состав флоры Лапландского заповедника

Семейство	Число		
	родов	видов	
		абсолютное	доля от общего числа, %
Cyperaceae	5	51	12.20
Asteraceae	15	48	11.48
Poaceae	19	36	8.61
Rosaceae	14	24	5.74
Caryophyllaceae	11	19	4.54
Ericaceae	12	18	4.31
Salicaceae	2	17	4.07
Juncaceae	2	15	3.59
Ranunculaceae	6	15	3.59
Scrophulariaceae	6	12	2.87
Orchidaceae	9	11	2.63
Potamogetonaceae	1	8	1.91
Saxifragaceae	1	8	1.91
Betulaceae	2	8	1.91
Brassicaceae	6	8	1.91
Equisetaceae	1	7	1.67
Pyrolaceae	3	7	1.67
Lentibulariaceae	2	6	1.43
Lycopodiaceae	2	6	1.43
Onagraceae	2	6	1.43
Boraginaceae	1	5	1.19
Athyriaceae	4	5	1.19
Sparganiaceae	1	4	0.96
Violaceae	1	4	0.96
Dryopteridaceae	2	4	0.96
Botrychiaceae	1	3	0.72
Rubiaceae	1	3	0.72
Woodsiaceae	1	3	0.72
Caprifoliaceae	2	3	0.72
Fabaceae	2	3	0.72
Nymphaeaceae	2	3	0.72
Pinaceae	2	3	0.72
Polygonaceae	3	3	0.72
Primulaceae	3	3	0.72
Apiaceae	1	2	0.48
Droseraceae	1	2	0.48
Callitrichaceae	1	2	0.48
Cupressaceae	1	2	0.48
Lamiaceae	2	2	0.48
Alismataceae	1	1	0.24
Melanthiaceae	2	2	0.48
Aspleniaceae	1	1	0.24
Campanulaceae	1	1	0.24
Cornaceae	1	1	0.24
Convallariaceae	1	1	0.24
Cryptogrammaceae	1	1	0.24
Diapensiaceae	1	1	0.24
Empetraceae	1	1	0.24
Geraniaceae	1	1	0.24
Grossulariaceae	1	1	0.24
Haloragaceae	1	1	0.24
Hippuridaceae	1	1	0.24
Huperziaceae	1	1	0.24
Isoëtaceae	1	1	0.24
Juncaginaceae	1	1	0.24
Limoniaceae	1	1	0.24
Menyanthaceae	1	1	0.24
Onocleaceae	1	1	0.24
Parnassiaceae	1	1	0.24
Polypodiaceae	1	1	0.24
Rhamnaceae	1	1	0.24
Scheuchzeriaceae	1	1	0.24
Selaginellaceae	1	1	0.24
Thelypteridaceae	1	1	0.24
Thymelaeaceae	1	1	0.24
Trilliaceae	1	1	0.24
Urticaceae	1	1	0.24

это *Picea obovata* и *Pinus friesiana* (сем. *Pinaceae*) — главные лесообразующие породы в регионе. Довольно часто в лесах, криволесьях и тундрах фоновыми растениями нижних ярусов являются *Chamaepericlymenum suecicum (Cornaceae), Empetrum hermaphroditum (Empetraceae), Geranium sylvaticum (Geraniaceae).*

Специфика природных условий любой территории находит естественное отражение в составе географических элементов, слагающих ее флору (Толмачев, 1974). Положение Лапландского заповедника в таежной зоне обусловило преобладание во флоре сосудистых растений видов бореальной группы (табл. 2). Многие из них выступают в роли доминантов и содоминантов растительного покрова. Таковы,

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов сосудистых растений Лапландского заповедника по широтным и долготным элементам флоры

Элементы флоры							
Широтные	Долготные						
	Ц	А	ЕА	ЕС	Е	Э	Итого
Арктические	18 4.30	6 1.44	3 0.72	—	3 0.72	—	30 7.18
Арктоальпийские	46 11.01	13 3.10	3 0.72	3 0.72	3 0.72	—	68 16.27
Гипоарктические	24 5.74	12 2.87	6 1.44	7 1.67	12 2.87	—	61 14.59
Бореальные	99 23.68	5 1.20	53 12.68	22 5.26	15 3.59	—	194 46.41
Неморальные	4 0.95	—	5 1.20	3 0.72	3 0.72	—	15 3.59
Плюризональные	14 3.35	—	3 0.72	—	2 0.48	—	19 4.55
Эндемы	—	—	—	—	—	31 7.41	31 7.41
Итого	205 49.03	36 8.61	73 17.48	35 8.37	38 9.10	31 7.41	418

Примечание. В числителе — число видов, в знаменателе — доля от общего числа видов, %. Долготные элементы: Ц — циркумполярный; А — амфиатлантический; ЕА — евразиатский; ЕС — евросибирский; Е — европейский; Э — эндемы.

например: *Avenella flexuosa, Gymnocarpium dryopteris, Rubus saxatilis, Vaccinium myrtillus* и др. Весьма многочисленны во флоре (табл. 2) представители арктоальпийской фракции, что вполне согласуется с наличием нескольких горных поднятий на территории заповедника. Среди растений-арктоальпийцев немало широко распространенных, активно участвующих в сложении фитоценозов (*Anthoxanthum alpinum, Baeothryon cespitosum, Cerastium alpinum* и др.).

Условия Субарктики предопределили значительный вес доли гипоарктических видов в анализируемой флоре. Ряд растений (*Luzula arcuata, Phleum alpinum, Rubus chamaemorus, Saussurea alpina* и др.) имеют важное значение как ценозообразователи.

Сравнительно мала роль арктических видов (табл. 2), хотя некоторые из них (*Harrimanella hypnoides, Saxifraga stellaris* и др.) являются ведущими в составе многих ценозов. Небольшим числом представлены плюризональные виды, среди которых преобладают растения водоемов (*Potamogeton gramineus, P. perfoliatus* и др.). Лишь *Equisetum arvense* и *E. pratense* широко расселились в наземных сообществах. Весьма малочисленна группа борео-неморальных видов (табл. 2), однако *Filipendula ulmaria* и *Melica nutans* нередко активно участвуют в формировании растительного покрова.

В составе флоры (табл. 2) насчитывается 11 эндемов Кольского п-ова (в основном виды рода *Hieracium*) и 20 эндемов Фенноскандии, в том числе *Betula subarctica, Myosotis decumbens,* играющие заметную роль в отдельных фитоценозах.

Анализируя долготное распространение растений (табл. 2), необходимо отметить, что наибольшее участие во флоре и в сложении растительного покрова заповедника принимают виды с циркумполярным ареалом (*Arctostaphylos uva-ursi, Eriophorum vaginatum, Phegopteris connectilis, Salix glauca*). Эта черта присуща всем северным флорам (Толмачев, 1974).

Менее значимы во флоре евразиатские виды (табл. 2), хотя многие представители этой фракции (*Festuca ovina, Ledum palustre, Salix caprea* и др.) очень активны как ценозообразователи. Относительно велика флористическая и фитоценотическая роль европейских (*Angelica archangelica, Salix borealis, Trollius europaeus*) и амфиатлантических (*Alchemilla glomerulans, Betula nana, Juncus trifidus*) видов. Доля представителей евросибирской фракции во флоре несколько меньше, но большинство видов этой группы (*Betula czerepanovii, Carex dioica, Salix phylicifolia* и др.) являются обычно содоминантами растительных группировок.

Следует особо отметить, что в пределах абсолютного большинства долготных групп сохраняется общая тенденция преобладания бореальных видов. Подобные пропорции свойственны как флоре Мурманской обл. в целом, так и флорам отдельных ее регионов (Мишкин, 1953; Раменская, 1983; Белкина и др., 1991).

Таким образом, флору Лапландского заповедника можно охарактеризовать как бореальную восточноевропейскую со значительным участием видов арктической, арктоальпийской и гипоарктической фракций (159 видов, или 38.03 % от общего числа). Эти виды весьма активны и участвуют в строении растительного покрова наряду с бореальными во многих районах Субарктики. Изученная флора не является исключением.

На территории заповедника выявлено 82 вида растений (19.62 % от общего числа аборигенных видов), охраняемых или нуждающихся в охране в Мурманской обл. (Редкие..., 1990). 5 видов (*Isoëtes lacustris, Carex livida, Calypso bulbosa, Dactylorhiza traunsteineri, Cotoneaster cinnabarinus*) внесены в Красную книгу РСФСР (1988). Как прежде указывалось (Некрасова, 1960; Семенов-Тян-Шанский, 1988), большинство видов редких растений приурочено к горам. Некоторые виды в заповеднике встречаются во многих подходящих местообитаниях. Таковы, например: *Dactylorhiza maculata, Harrimanella hypnoides, Pinguicula villosa, Viola montana* и др. Часть видов в своем распространении ограничена тем или иным горным массивом (иногда двумя), в пределах которых эти растения не редки. Так, *Dianthus superbus* в Чуна-тундре отмечена в лесном поясе, в березовых криволесьях и на достаточно прогреваемых местообитаниях в нижних частях пояса горных тундр. *Alchemilla alpina* довольно обычна в долинах рек и ручьев в Сальной тундре и Большой Нялл-тундре. Мало распространены растения, связанные с относительно редкими экотопами. *Armeria labradorica, Carex atrata, Matteuccia struthiopteris* и некоторые другие весьма зависимы от почвенных условий, мощности снежного покрова в зимний период и хорошего увлажнения летом. Напротив, *Asplenium viride, Carex glacialis, Thymus subarcticus* и др. приурочены к скалам с их довольно жесткими условиями. Однако скальных обрывов в горах заповедника немного. Для *Botrychium multifidum, Carex livida, Cotoneaster cinnabarinus, Fragaria vesca* и др. (всего 21 вид) пока известны лишь единичные местонахождения, что можно объяснить отсутствием подходящих местообитаний для одних видов и недостаточной изученностью труднодоступных участков для других.

В целом условия сохранения популяций редких видов гарантированы режимом заповедности.

Кроме аборигенных в заповеднике зарегистрировано 173 адвентивных вида (главным образом сорных и случайных заносных). К моменту создания заповедника (1930 г.) его территория была довольно незначительно затронута интенсивной эксплуатацией, что позволило сохраниться девственным лесам и горно-тундровым сообществам на достаточно обширных пространствах. К сожалению, в настоящее время многие природные комплексы весьма далеки от первозданных. Большая часть изменений — прямое или косвенное следствие хозяйственной деятельности человека (Семенов-Тян-Шанский, 1988). Яркий пример тому — обогащение флоры заносными видами. В качестве основных источников непреднамеренного заноса новых растений выступают работы по обеспечению жизнедеятельности сотрудников, организация лесоучастков при ликвидации заповедного режима в 1951—1957 гг., массовый туризм в 1960—1970-е годы. Т. П. Некрасова (1960) упоминает о 42 заносных видах, среди которых преобладали обычные сорняки и рудералы (*Amoria repens, Fallopia convolvulus, Galeopsis speciosa, Urtica urens* и др.). Отмечено одно культивируемое растение (*Solanum tuberosum*), спонтанно появляющееся иногда на мусорных местах.

Со времени восстановления заповедника в 1957 г. в составе флоры зарегистрировано более 110 адвентивных видов (Берлина, Костина, 1999). Основная масса растений-пришельцев приурочена к формирующимся антропогенным лугам (*Alchemilla monticola, Alopecurus pratensis, Lathyrus pratensis, Pimpinella saxifraga, Plantago media, Veronica chamaedrys* и др.), мусорным местам у жилья (*Anthriscus sylvestris, Carduus crispus, Galeopsis bifida, Tripleurospermum perforatum* и др.), обочинам троп и дорог (*Amoria montana, Polygonum aviculare, Potentilla intermedia* и др.), обрабатываемым участкам земли (*Aegopodium podagraria, Chenopodium album, Sinapis arvensis, Sonchus arvensis* и др.).

Некоторые виды (*Avena sativa, Linum usitatissimum, Lycopersicon esculentum, Malus domestica, Papaver somniferum, Pisum sativum, Secale sereale* и др.) совершенно случайно оказались вне условий культуры и не смогли удержать за собою занятые позиции. Не зафиксированы повторно многие сорняки-однолетники (*Agrostemma githago, Melandrium album, Scleranthus annuus, Stachys annua*) и виды, встреченные единичными особями (*Briza media, Seseli libanotis* и др.). Однако немало примеров длительного произрастания антропохоров (часто со значительным обилием) в пределах того или иного локального участка. Так, на бывшем лесоучастке «Беличий» у руин конюшни сформировалась луговина с участием *Cerastium arvense* и *Galium verum*, на Чунозерской усадьбе на антропогенных лужайках широко расселились *Alchemilla gracilis, Carum carvi, Phleum pratense* и др.

Многие заносные растения проявляют тенденцию к натурализации и расселению. Т. П. Некрасова (1960) упоминает о *Deschampsia cespitosa* как о мало распространенном злаке, встреченном лишь в 2 точках. Спустя годы вид стал довольно обычен в лесной зоне заповедника и произрастает не только вдоль дорог и у жилья, но и по берегам рек, озер, ручьев, в прирусловых березняках и т. д.

Режим заповедности снижает темпы антропогенных миграций растений, особенно во внутренних районах заповедника, где нет постоянных транспортных путей и жилья. Однако наличие значительного числа уже проникших адвентивных видов привело к тому, что при зарастании нарушенных местообитаний (вырубки, кострища, заброшенные поселения, огороды и т. д.) сформировались рудеральные и семирудеральные сообщества, резко отличающиеся по флористическому составу, структуре и внешнему облику от коренных северотаежных фитоценозов. Антропогенные группировки характеризуются высокой степенью нестабильности, что делает их постоянно открытыми для проникновения новых иммигрантов, особенно в приграничных зонах заповедника. На восточной границе в сообществах вдоль дороги на Чунозерскую усадьбу зафиксированы довольно агрессивный (Андреев, Зуева, 1990) неофит Мурманской обл. *Aconogonon weyrichii*, а также *Juncus bufonius*, проникший и на усадьбу, и *Leymus arenarius*.

Уровень синантропизации может служить показателем состояния окружающей среды (Горчаковский, 1984), поэтому наблюдения за антропогенными изменениями состава флоры являются неотъемлемой частью системы мониторинга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаева З. Х. Дополнительный конспект видов флоры Лапландского заповедника // Флористические исследования в заповедниках РСФСР. М., 1981. С. 5—19.

Андреев Г. Н., Зуева Г. А. Натурализация интродуцированных растений на Кольском Севере. Апатиты, 1990. 122 с.

Белкина О. А., Константинова Н. А., Костина В. А. Флора высших растений Ловозерских гор (сосудистые и мохообразные). СПб., 1991. 206 с.

Берлина Н. Г. Сосудистые растения Лапландского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 1997. Вып. 64. 60 с.

Берлина Н. Г., Костина В. А. Антропогенные изменения видового состава сосудистых растений Лапландского заповедника // Флора и растительность Мурманской обл. Апатиты, 1999. С. 55—61.

Боброва Л. И., Качурин М. Х. Очерк растительности Монче-тундры // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Кольская. 1936. Вып. 2. С. 95—121.

Горчаковский П. Л. Антропогенные изменения растительности // Экология. 1984. № 5. С. 3—16.

Красная книга. Растения. РСФСР. М., 1988. 590 с.

Мишкин Б. А. Флора Хибинских гор, ее анализ и история. М.; Л., 1953. 144 с.

Некрасова Т. П. Очерк растительности Лапландского заповедника // Тр. Ленингр. общ-ва естествоисп. 1935. Т. 64. Вып. 2. С. 239—272.

Некрасова Т. П. Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры // Тр. Лапландского гос. заповедника. 1938. Вып. 1. С. 7—176.

Некрасова Т. П. Видовой состав флоры цветковых и высших споровых Лапландского заповедника // Тр. Лапландского гос. заповедника. М., 1960. Вып. 4. С. 127—188.

Нешатаев В. Ю. Березовые криволесья юго-восточной части Чуна-тундры // Флора Севера и растительные ресурсы европейской части СССР. Тез. докл. науч. сессии. Архангельск, 1988. С. 96—97.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 429 с.

Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области. 2-е изд., испр. и доп. Мурманск, 1990. 192 с.

Семенов-Тян-Шанский О. И. Лапландский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. М., 1988. Ч. 1. С. 61—89.

Сыроид Н. А. Новые данные о флоре Чуна-тундры // Биолого-флористические исследования в связи с охраной природы в Заполярье. Апатиты, 1980. С. 83—86.

Толмачев А. И. О некоторых количественных соотношениях во флоре земного шара // Вестн. ЛГУ. Биология. 1970. Вып. 3. № 15. С. 62—74.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 224 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 991 с.

Шмидт В. М. Зависимость количественных показателей конкретных флор европейской части СССР от географической широты // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 2. С. 172—183.

SUMMARY

The flora of the Lapland State Biosphere Reserve comprises 591 species of vascular plants (418 indigenous and 173 alien), 82 of them need protection. Data of the taxonomical and geographical analyses of the flora are presented. A short description of the phytocoenotic value of some species is made. Examples of alien plants distribution over the Reserve territory are given.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Р. В. Камелин, Ю. С. Смирнов, В. Т. Ярмишко

ЛЕВ НИКОЛАЕВИЧ АНДРЕЕВ
(к 70-летию со дня рождения)

R. V. KAMELIN, Yu. S. SMIRNOV, V. T. YARMISHKO. LEV NIKOLAEVICH ANDREJEV
(ON THE OCCASION OF HIS 70th BIRTHDAY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 18.07.2001

В ноябре 2001 г. исполнилось 70 лет со дня рождения крупного ученого в области иммунитета и патологии растений, директора Главного ботанического сада РАН, академика Л. Н. Андреева. Л. Н. Андреев родился в Саратове 5 ноября 1931 г. Здесь он учился в школе, а затем поступил в один из лучших аграрных институтов России — Саратовский сельскохозяйственный ин-т. Затем он перевелся в Московскую сельскохозяйственную академию им. К. А. Тимирязева (ТСХА), которую окончил в 1954 г. Еще в студенческие годы Л. Н. начал изучать новую в то время кормовую культуру — суданскую траву. Руководил его работой в ТСХА академик ВАСХНИЛ И. В. Якушкин. Несомненно, однако, что на формирование Л. Н. как ученого большое влияние оказал и его отец — крупный специалист в области кормопроизводства и луговодства академик ВАСХНИЛ Н. Г. Андреев. Очень важную роль в формировании Л. Н. Андреева как ученого сыграла и преддипломная практика на Валуйской опытной мелиоративной станции имени проф. П. А. Костычева (Сталинградская обл.). Там работали специалисты Института физиологии растений АН СССР под руководством проф. П. А. Генкеля, крупного физиолога в области засухоустойчивости культурных растений. Общение с физиологами позволило Л. Н. Андрееву освоить физиологические методы оценки агротехнических приемов, применявшихся при введении суданской травы в культуру. Итоги работ Л. Н. были представлены на ежегодной Научной студенческой конференции ТСХА в 1954 г., а затем и на смотре научных работ студентов вузов Москвы. Работа эта была отмечена почетной грамотой Министерства высшего образования СССР и премией ректора ТСХА.

С отличием окончив ТСХА, Л. Н. поступил в аспирантуру по специальности «физиология растений» в Главный ботанический сад (ГБС) АН СССР. Руководителем его в аспирантуре стал известный ученый, замечательный педагог и человек, проф. К. Т. Сухоруков. А темой работы, к которой Л. Н. приступил, стала физиология пшеницы, пораженной ржавчиной. Так Л. Н. нашел свое место в науке, в проблемах взаимоотношений растения-хозяина и паразита, иммунитета и селекции на иммунитет. Как известно, именно этими проблемами глубоко занимался Н. И. Вавилов, всегда понимавший их очень широко и призывавший работать в этой области в полной совокупности ботанических, физиологических и генетических методов. Так стал работать и Л. Н. Андреев. В 1958 г. Л. Н. защитил кандидатскую диссертацию «Физиологические особенности пшеницы, пораженной ржавчиной». Уже через 2 года он был приглашен на работу в Отдел науки и учебных заведений ЦК КПСС и, казалось бы, был обречен на роль чиновника, увязшего в текучке сложнейших дел.

Но Л. Н. сумел найти возможность для продолжения научных работ. Он не только сохранил рабочее место в ГБС, но в 1964 г. добился стажировки в одну из лучших зарубежных лабораторий, занимавшейся проблемами иммунитета культурных растений — лабораторию проф. М. Шоу в Саскачеванском ун-те (Канада), в которой Л. Н. работал полгода. В 1972 г. он организовал и возглавил в ГБС Лабораторию физиологии иммунитета растений, а в 1979 г. защитил докторскую диссертацию «Физиология взаимоотношений патогена и растения-хозяина при ржавчинной болезни пшеницы». Все это время основным местом работы Л. Н. был Отдел науки и высших учебных заведений ЦК КПСС (в котором он в общей сложности проработал 20 лет). В июле 1980 г. по ходатайству Президиума АН СССР и лично Н. В. Цицина, тогда директора ГБС, Л. Н. переводится на должность заместителя директора и получает, таким образом, возможность полностью заняться научной работой. Но почти сразу же, после смерти Н. В. Цицина, Л. Н. назначается директором Сада и вновь вынужден заниматься в основном научно-организационной работой. И вот уже 20 лет он продолжает руководить этим сложнейшим ботаническим, а в немалой степени и сельскохозяйственным учреждением с мощными опытными хозяйствами в Подмосковье («Снегири») и на Алтае.

Л. Н. исключительно много сделал для развития фундаментальных научных исследований и укрепления авторитета ГБС как ведущего ботанического учреждения в области интродукции растений, а также экспериментальной ботаники в целом. Прежде всего Л. Н. определил уникальное место ГБС в физиологических исследованиях. По существу он создал в ГБС (всегда бывшем комплексом различных ботанических и сельскохозяйственных отделов и лабораторий) крупный и самый авторитетный в стране Институт физиологии иммунитета растений. Хотя этот физиологический центр находится напротив Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН, но работает совершенно не дублируя направления этого мощнейшего института. Это связано именно с тем, что постановка исследований в работах Л. Н.Андреева и его сотрудников определяется как объектами изучения (культурные растения во взаимоотношениях их с патогенами), так и подчеркнутой еще Н. И. Вавиловым комплексностью ботанических и физиологических исследований, использованием цитологических, генетических, биохимических методов и подходов.

Иммунитет растений и патология, вызываемая различными организмами, рассматриваются школой Андреева как процессы, тесно связанные с генетически определенными результатами эволюции растений, сопряженной с эволюцией патогенов, а структурные и функциональные особенности растений, определяющие их иммунитет к патогенам и патологические проявления, — лишь следствие этих сложных эволюционных процессов. Таков был подход самого Л. Н. в работах по ржавчине культурных растений. Таковы подходы его и коллектива сотрудников по вертициллезному увяданию растений (вилту). Результаты комплексных исследований были опубликованы в монографических сводках, которые при всей их практической направленности стали также важнейшими фундаментально-теоретическими исследованиями в области иммунитета растений в отечественной науке. В исследованиях Л. Н.Андреева и его сотрудников немало и тонких физиологических опытов, методик, расширяющих круг физиологических работ. В них, например, были разработаны методы выращивания ржавчинных грибов в сапрофитной культуре, что позволило более точно определить собственно процессы питания паразитных грибов и изучить приемы воздействия на эти процессы биологически активных соединений растительной природы (витаминов, гормонов и т. д.).

Под руководством Л. Н. было выполнено более 20 докторских и кандидатских диссертаций и создана целая школа физиологов иммунитета растений. Сам же Л. Н. опубликовал свыше 200 научных работ, в том числе 3 монографии.

Как директор Главного ботанического сада РАН Л. Н., конечно, хорошо понимал, что основная цель работ всего этого коллектива — интродукция растений и весь комплекс ботанических исследований, связанных с расширенным введением в культуру все новых и новых видов растений и оценкой их испытаний в ходе интродукции. При Л. Н. значительно укрепились такие важные подразделения ГБС, как Гербарий

(Отдел систематики и географии растений), Отдел дендрологии, Оранжерейный комплекс. Замечательно то, что ни один отдел ГБС, ведущий собственно ботанические исследования, при создании в нем крупного физиологического института не был ни сокращен, ни редуцирован, но развивался. Свидетельством тому является и обучение в аспирантуре и докторантуре ГБС многих ныне крупных ботаников и интродукторов, играющих важную роль в ботанических учреждениях России, возглавляющих ботанические сады, кафедры ботаники и т. д.

Вместе с П. И. Лапиным Л. Н. стоял у истока такого важного начинания в области охраны растительного мира, как создание базы данных (и первой печатной сводки) по охране редких и исчезающих растений СССР в условиях интродукции. Он превратил Совет ботанических садов СССР (ныне Совет ботанических садов России) в ведущий координационный центр работ по интродукции растений и охране биоразнообразия (в условиях культуры, в первую очередь). Огромную роль Л. Н. сыграл в развитии научных контактов с зарубежными ботаническими садами, прежде всего в организации международных исследований по интродукции растений в форме совместных экспедиций с ботаниками США, а затем и ряда других стран, проведенных в СССР и в Северной Америке и объединивших в 1980-е годы многих интродукторов из разных ботанических садов СССР. С 1981 г. Л. Н. — вице-президент Международной организации ботанических садов.

В 1984 г. Л. Н.Андреев был избран членом-корреспондентом АН СССР, а в 2000 г. — действительным членом (академиком) РАН. В Академии наук Л. Н. не мог избежать ответственных научно-организационных дел. Он является заместителем академика-секретаря Отделения общей биологии РАН, главным редактором «Журнала общей биологии» и «Бюллетеня Главного ботанического сада», вице-президентом Русского ботанического общества.

Еще в пору работы в Отделе науки и учебных заведений ЦК КПСС доброжелательность Л. Н., умение и готовность реально помочь научным работникам (и в первую очередь ботаникам, растениеводам), глубокое знание проблем науки снискали ему заслуженное уважение многих общавшихся с ним ботаников. Многого достигнув в науке и в жизни, Л. Н. остается всегда доступным, простым, обаятельным человеком, глубоко переживающим за состояние нашей науки, преданным ботанике и физиологии растений, Главному ботаническому саду им. Н. В.Цицина РАН. Глубоко уважают Л. Н. и те, кто знает его уже долгие годы, и те, кто имел счастье познакомиться с ним относительно недавно.

От всей души мы поздравляем Л. Н.Андреева с юбилеем и желаем ему крепкого здоровья и новых успехов на благо ботаники и российской науки.

УДК 92 (47 + 57) : 58

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 12

© И. Б. Миловидова

АЛЕКСАНДР ДМИТРИЕВИЧ ФУРСАЕВ
(к 100-летию со дня рождения)

I. B. MILOVIDOVA. ALEXANDR DMITRIEVICH FURSAEV (ON THE OCCASION OF HIS CENTENARY)

Саратовский государственный университет
E-mail: botany@sgu.ru

Поступила 23.02.2001

Александр Дмитриевич Фурсаев — заслуженный деятель науки РСФСР, доктор биологических наук, профессор. Заведующий кафедрой морфологии и систематики растений (1934—1961) Саратовского госуниверситета им. Н. Г. Чернышевского (СГУ), крупнейший геоботаник, глава геоботанической школы Юго-Востока.

Выходец из крестьянской семьи с. Терновка Балашовского уезда, он с юности стремился к знаниям. Окончив в Аткарске учительскую семинарию, стал работать учителем в сельских школах. Однако ощутив недостаток образования, поступил в Саратовский ун-т на педагогический факультет (на естественное отделение), а по окончании его в 1926 г. — в аспирантуру Института краеведения им.А. М. Горького при СГУ по специальности «геоботаника» и одновременно работал научным сотрудником Саратовского краевого музея, в котором и организовал отдел природы. По завершении учебы в аспирантуре в 1930 г. А. Д. был приглашен проф. Д. Е. Янишевским на должность ассистента кафедры морфологии и систематики растений СГУ.

Ярко выраженный интерес к исследовательской работе, огромная трудоспособность, ответственность во всем определили его стремительную служебную карьеру. Вскоре он стал доцентом кафедры, а с 1931 г. (после отъезда Янишевского) — заведующим кафедрой, оставаясь им до конца жизни. В 1934 г. А. Д. было присвоено звание профессора, а в 1935 г. без защиты диссертации — ученая степень кандидата биологических наук. В 1942 г. в своей великолепно защищенной докторской диссертации на тему «К познанию флоры и растительности долины Нижней Волги» профессор Фурсаев впервые представил полную характеристику растительности Нижней Волги, установил закономерности ее распределения в зависимости от экологических факторов, проследил сукцессионные ряды, опередив на десятилетия новый подход в изучении природных явлений. Вопреки ранее существовавшему представлению об однообразии луговой флоры доказал ее богатство (было учтено 536 видов растений из 79 семейств). К анализу флоры он подошел по-новому. Кроме систематического, был сделан фитоценотический и экологический анализ ее, выявлены эндемики, рассмотрены случаи и причины видообразования, описано несколько новых для науки видов растений. В честь А. Д. Фурсаева во «Флоре СССР» назван впервые найденный им новый вид мари.

Поражает масштабность работы по изучению растительности, проделанной А. Д. и охватившей расстояние от Хвалынска до Каспия на протяжении 1300 км. В те годы о растительности Юго-Востока имелись лишь отрывочные сведения, ботанические исследования касались преимущественно флоры. И в работе по исследованию долины Волги, и в последующем он стремился к созданию общей картины растительного покрова Саратовской обл., показав его исключительное разнообразие, достигающее 250 ассоциаций.

С присущей ему способностью к масштабному мышлению и синтезу А. Д. сосредоточил внимание на изучении разных типов растительности Юго-Востока, объединив в этой работе всех саратовских ботаников. Этому способствовало его хорошее знание научного потенциала в Саратове благодаря совмещению им работы в СГУ с заведованием кафедрами ботаники в Зоовстинституте (1930—1932) и Пединституте (1940—1948, 1949—1956).

В начале научной деятельности А. Д. обратился к изучению растительных ресурсов: сначала дубильных растений, затем в период Великой Отечественной войны — витаминоносных и лекарственных, в последующем — кормовых.

Геоботанические исследования долины Волги продолжились изучением естественных и искусственных лесов Приволжской возвышенности от Хвалынска до Камышина, в котором приняла участие группа его учеников. В итоге А. Д. разработал типологию лесов Саратовской обл., оказавшую помощь практическому лесоводству в оценке лесных богатств.

Под руководством А. Д. осуществлялось изучение растительности малых рек, прудов, эродированных мест, кальцефильной флоры и растительности карбонатных почв и меловых обнажений. В любых исследованиях он всегда принимал непосредственное участие.

В конце 50-х годов перед учеными страны была поставлена задача улучшения кормовой базы для животноводства. В решение ее включился А. Д. со своими аспирантами и студентами, начавшими изучение естественных и искусственных лиманов Заволжья.

А. Д. никогда не замыкался в области чистой науки. Изучение растительности он всегда связывал с нуждами народного хозяйства. Его рекомендации использованы при строительстве Волго-Донского канала для фитомелиорации обширных площадей искусственных берегов; при строительстве бумажно-целлюлозного комбината в районе Астрахани, использовавшего крупные запасы тростника в качестве естественной базы.

А. Д. развил представления проф. Д. Е. Янишевского о ботаническом своеобразии Юго-Востока и положил начало природоохранному делу в Саратове. Ему принадлежит заслуга в создании в 1947 г. Саратовского отделения Всероссийского общества содействия охране природы и озеленению населенных пунктов (в настоящее время — Общество охраны природы), первым председателем которого он был избран. В том же году им была составлена докладная записка по вопросу установления природных объектов, подлежащих заповедованию на территории области. Идеи А. Д. в наши дни реализуются его учениками и последователями, что выразилось в создании Хвалынского природного национального парка, выделении других особо охраняемых территорий, а также в издании «Красной книги Саратовской области».

За годы своей научной деятельности А. Д. было опубликовано около 90 работ, полный перечень которых приводится в статье С. С. Хохлова (Бот. журн. 1962. Т. 47. № 7).

А. Д. Фурсаев является одним из организаторов биологического факультета СГУ, где в течение 18 лет был деканом. При его непосредственном участии и руководстве сложилась структура факультета, определились научные направления, профиль выпускаемых специалистов, был сформирован профессорско-преподавательский состав.

Работа А. Д. заведующим кафедрой и деканом биологического факультета пришлась на годы жесточайшей реакции в биологической науке, что не могло не коснуться и его. На партийном собрании биологического факультета СГУ ему был вынесен выговор «за потерю политической бдительности в связи с активной антимичуринской и антилысенковской деятельностью Альтшулера (*зав. кафедрой генетики и дарвинизма СГУ. — И. М.*) на факультете». Но А. Д. никогда не изменял своим научным взглядам и принципам: в опровержение абсурдной «теории видообразования» Т. Д. Лысенко в «Ботаническом журнале» (1954. Т. 39. № 3) им была опубликована статья «Случаи срастания древесных пород».

Добившись выдачи земли в центре г. Саратова, профессор Фурсаев стал основателем Ботанического сада СГУ, который ныне имеет статус научного учреждения.

Проявил себя А. Д. и как организатор высшего образования в стране, участвуя по поручению Министерства высшего образования в разработке учебных планов и программ по биологии. Как авторитетный специалист, А. Д. в 1957—1958 гг. был командирован во Вьетнам, в Ханойский ун-т, где читал цикл лекций и руководил организацией ботанических исследований.

За долгие годы работы в Саратовском ун-те Александром Дмитриевичем обучены тысячи учителей для средней школы.

Колоссальная научная эрудиция, умение видеть важнейшие проблемы современности, требовательность к себе, работоспособность были характерны для А. Д.

В лице А. Д. Фурсаева отечественная наука, педагогика и все мы потеряли большого ученого, наставника, учителя, мудрого, доброго, неординарного человека, светлая память о котором навсегда останется в наших сердцах.

Всероссийская научная конференция «Флористические и геоботанические исследования в Европейской России», посвященная 100-летию со дня рождения профессора А. Д. Фурсаева, прошедшая в стенах Саратовского государственного ун-та, собрала вместе многих флористов, геоботаников, экологов, интродукторов и явилась данью уважения к его памяти.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Я. Л. Пааль, Т. М. Оя

ВИКТОР ВИКТОРОВИЧ МАЗИНГ
(11 IV 1925—18 III 2001)

J. L. PAAL, T. M. OJA. VIKTOR VIKTOROVICH MASING (11 IV 1925—18 III 2001)

Эстония, Тартуский университет, Институт ботаники и экологии, ул. Лай, 40
Тел. +3727 376 223, факс +3727 376 222, e-mail: mzobcl@ut.cc

Поступила 18.07.2001

В. В. Мазинг родился в г. Тарту в семье школьного учителя. Интерес к природе возник у него еще в школьные годы. Ему посчастливилось выжить на войне: не раз спасало хорошее знание языков. После войны В. В. продолжил образование в Тартуском университете (ТГУ) (1946—1956), который закончил по кафедре зоологии. После окончания он работал на факультете лесоведения и мелиорации в Эстонской сельскохозяйственной академии, где трудился над кандидатской диссертацией о динамике болотных сообществ восточной Эстонии.

С 1956 г. и до конца жизни В. В. работал на кафедре систематики растений и экологии ТГУ (ныне Институт ботаники и экологии) сначала лектором (1956—1959), затем доцентом (1959—1970) и профессором (1970—1992) (в 1969 г. он защитил докторскую диссертацию о структуре растительных сообществ). С 1992 г. он был почетным профессором ТГУ.

В. В. читал лекции по ботанике, биогеографии, болотоведению, лесной экологии и растительным ресурсам. Он являлся руководителем многочисленных дипломных, кандидатских и докторских работ, был редактором академических сборников, организатором летних школ, а также экспедиций в Хибины, на Северный Урал, в степи Украины, Западную Сибирь, на оз. Байкал; принимал участие в 2 арктических и 3 дальневосточных экспедициях.

В. В. оставил нам около 630 научных и популярных трудов: учебники, путеводители и книги для детей. В рамках Международной биологической программы В. В. являлся руководителем регионального проекта «Телма» и вместе с коллегой из С.-Петербурга М. С. Боч составил список болот СССР, подлежащих охране. За эту работу он был удостоен премии Министра высшего образования СССР. В программе «Человек и биосфера» В. В. изучал городские экосистемы, также принимал участие в международном проекте, посвященном исследованию динамики болот.

В. В. постоянно искал новые пути в биоценологии, особенно в теории консорций, в геоботанике, ландшафтоведении, лесоведении, болотоведении и городской экологии. Для всех его работ характерны многоплановый подход и интеграция разных областей естествознания. Наиболее широкую международную известность снискали работы В. В. о болотах. В 1992 г. В. В. был избран членом Эстонской академии наук.

В 1969—1981 гг. В. В. являлся членом совета редакторов Эстонской энциклопедии и главным редактором Детской энциклопедии и Экологического словаря.

В. В. Мазинг был награжден несколькими медалями и орденом Государственного герба III класса Эстонии. Он был почетным членом Финского биологического общества Ванамо (1976), Эстонского общества естествоиспытателей (1985), Международной группы консервации болот (2000), членом Всесоюзного ботанического общества (1956), Internationale Gesellschaft für Moorforschung (1963), Московского общества испытателей природы (1964), Societas Phytogeographica Suecica (1974) и почетным гражданином г. Тарту (1999).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© Л. П. Рысин

В. М. Урусов, М. Н. Чипизубова. Растительность Курил. Вопросы динамики и происхождения (Владивосток. 2000. 302 с.)

L. P. RYSIN. *V. M. URUSOV, M. N. CHIPIZUBOVA.* VEGETATION OF KURIL ISLANDS. PROBLEMS OF DYNAMICS AND ORIGIN (VLADIVOSTOK. 2000. 302 p.)

Институт лесоведения РАН (Московская обл.)

Поступила 05.06.2001

Курильские острова были объектом различных исследований, в том числе и ботанических, в основном флористических. Для геоботаников «справочными пособиями» до последнего времени оставались вышедшие друг за другом научно-популярная книга Ю. К. Ефремова «Курильское ожерелье» (1962) и монография одного из лучших знатоков растительного мира Дальнего Востока Д. П. Воробьева «Растительность Курильских островов» (1963).

Только спустя почти 40 лет появилась новая книга о растительном мире этой далекой от центра России и во многих отношениях экзотической территории.

Монография представляет собой сводку последних данных о природе (а не только растительности) Курил; по содержанию книга значительно шире своего названия. Она написана очень своеобразно — не суховато-научно, а весьма живо, порой — эмоционально, с образными сравнениями и отступлениями от основной темы. Читать ее интересно.

Большое место в книге занимают главы, посвященные современным почвенно-климатическим условиям Курил, их геоморфологии и палеогеографии. Но, конечно, основное внимание уделено растительному миру.

Коротко характеризуется растительность наиболее крупных островов Курильской гряды. Общая оценка — современный растительный покров Больших Курил мозаичен и контрастен, с выраженным соседством неморальных и южнотаежных формаций, с одной стороны, с субальпийскими формациями кедрового стланика, тисового стланика, с другой — душекий и саз. Своеобразный характер растительности обусловлен не только мозаикой мезоклиматов и выхолаживающим влиянием Тихого океана, но и положением рефугиумов биологического разнообразия как на рубеже эоплейстоцена, так и на рубеже голоцена, разной стойкостью субальпийских формаций к внедрению элементов таежных и широколиственных лесов, возрастом, высотой и массивностью горных сооружений.

Д. П. Воробьев (1963) в своей книге выбрал другой путь описания растительного мира Курил: он дал фитоценологическую характеристику различных растительных «группировок» от водных до лесных. Такой подход нам представляется более предпочтительным — вырисовывается разнообразие растительного покрова не на локальном (островном), а на региональном (для всего архипелага) уровне. Впрочем, вполне возможно, что авторы рецензируемой монографии умышленно не стали «повторять» Д. П. Воробьева; в заключительном разделе своей книги они скромно называют ее «комментарием» к работе своего предшественника; конечно, это далеко не так — рецензируемая работа представляет собой новый этап в описании природы Курильских островов.

Большой раздел книги посвящен сменам растительного покрова, обусловленным многими факторами; в их числе: периодически происходящие вулканические выбросы, перекрывающие уже сформировавшиеся почвы и создающие первичный субстрат для возобновления почвообразовательного процесса; пирогенные сукцессии, отчасти вызванные той же вулканической деятельностью; трансформация береговых территорий (дюнообразование, намыв перешейков и т. д.). Глава заканчивается выводом, что современные растительные формации Курил в основном отражают ситуацию позднего плейстоцена. Что же касается вулканогенных смен, то они отбрасывают лесообразовательный процесс на столетия и даже на тысячелетия, усложняя при этом высотную поясность и широтную зональность. Современная динамическая тенденция на юге архипелага — медленное восстановление елово-пихтовых лесов; на севере — восстановление каменноберезняков.

По последним данным (диссертация В. Ю. Баркалова, 1998), во флоре сосудистых растений Курил насчитывается 1367 видов. В монографии Д. П. Воробьева цифра иная — 1171 вид. Таким образом, за последние десятилетия обнаружено еще около 200 видов. На о-ве Шикотан список известных видов увеличился с 612 до 668, на о-ве Кунашир — с 794 до 1045, на о-ве Итуруп — с 656 до 840, на о-ве Уруп — с 399 до 443 видов и т. д. Несомненно, что в будущем число выявленных видов будет расти, хотя и не столь быстрыми темпами. Наибольшим числом видов представлены семейства *Cyperaceae* (139), *Poaceae* (126), *Asteraceae* (87), *Rosaceae* (54). С 34 до 25 уменьшилось число видов, признаваемых эндемиками. В целом Урусов и Чипизубова определяют флору Курил как бореальную с участием неморальных элементов Японии, Маньчжурии и отчасти Северной Америки.

В последние годы население Курил стало сокращаться, люди по разным причинам покидают этот край, но авторы не теряют оптимизма и подробно останавливаются на проблеме растений, с помощью которой можно получить значительные экономические выгоды. Они предлагают новую схему интродукционного районирования, более детально учитывающую пестроту природных условий, и в первую очередь климатических. На Курильских островах могут расти многие древесные породы с более высокой продуктивностью, чем породы-аборигены. Используя различные пленочные покрытия, хорошие урожаи ягод и овощей можно получать даже на северных островах.

Авторы являются сторонниками концепции эколого-географического сохранения Курил — выделения, проектирования, обустройства, охраны существующих генофонда и экофонда или, по меньшей мере, стабилизации биологических, водных и отчасти земельных ресурсов. Для реализации этой идеи потребуются новый уровень организации охраны природы, новая инфраструктура в системах лесного хозяйства, туризма, рекреации и т. д. Нужны капиталовложения, которые позднее окупятся прибавкой биоресурсов. Важную роль должна сыграть организация национальных парков.

Хочется надеяться, что когда-нибудь эти планы будут реализованы. Ресурсный потенциал Курил велик и разнообразен, и наверняка настанет время, когда он в полной мере будет востребован в интересах нашей страны.

Благодарности

Выражаю искреннюю признательность акад. П. Г. Горовому за ряд уточнений в тексте рецензии.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 12)

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

	Стр.
Jurinea chaetocarpa sect. *Chaetocarpae* **subsect. Recurvatae** Tschern. **subsect. nov.**	87
Jurinea chaetocarpa sect. *Chaetocarpae* **subsect. Erectae** Tschern. **subsect. nov.**	88
Jurinea chaetocarpa sect. *Chaetocarpae* **subsect. Glandulosae** Tschern. **subsect. nov.**	89
Jurinea chaetocarpa sect. *Chaetocarpae* **subsect. Aequilongae** Tschern. **subsect. nov.**	90
Myosotis macrocalyx (Fisch. et Mey.) O. Nikiforova **stat. nov.**	80
Myosotis sect. *Myosotis* **ser. Rehsteinerianae** O. Nikiforova **ser. nov.**	80
Myosotis sect. Sylvaticae subsect. Sylvaticae (M. Pop. ex Riedl) O. Nikiforova **stat. nov.**	81
Myosotis sect. *Sylvaticae* **subsect. Decumbentes** O. Nikiforova **subsect. nov.**	81
Myosotis sect. Sylvaticae subsect. Decumbentes ser. Decumbentes O. Nikiforova **comb. nov.**	81
Myosotis florentina (Grau) O. Nikiforova **stat. nov.**	81
Myosotis sect. *Sylvaticae* subsect. *Decumbentes* **ser. Variabiles** O. Nikiforova **ser. nov.**	81
Myosotis sect. *Sylvaticae* **subsect. Lazicae** O. Nikiforova **subsect. nov.**	81
Myosotis sect. Alpestris subsect. Alpestris (T. N. Pop.) O. Nikiforova **stat. nov.**	81
Myosotis sect. *Alpestris* subsect. *Alpestris* **ser. Imitatae** O. Nikiforova **ser. nov.**	82
Myosotis sect. *Alpestris* **subsect. Suaveolentes** O. Nikiforova **subsect. nov.**	82
Myosotis **sect. Mediterraneae** O. Nikiforova **sect. nov.**	82
Myosotis **sect. Azorenses** O. Nikiforova **sect. nov.**	83
Myosotis sect. Litorales (M. Pop. ex T. N. Pop.) O. Nikiforova **stat. nov.**	83
Myosotis sect. *Litorales* **ser. Ucrainicae** O. Nikiforova **ser. nov.**	83
Myosotis **sect. Stoloniferae** O. Nikiforova **sect. nov.**	83
Myosotis sect. Stoloniferae ser. Stoloniferae O. Nikiforova **comb. nov.**	83
Myosotis sect. *Stoloniferae* **ser. Siculae** O. Nikiforova **ser. nov.**	84
Myosotis **sect. Discolores** O. Nikiforova **sect. nov.**	84
Myosotis sect. *Discolores* **subsect. Discolores** (O. Nikiforova) O. Nikiforova **subsect. nov.**	84
Myosotis sect. Discolores subsect. Discolores ser. Discolores (O. Nikiforova) O. Nikiforova **comb. nov.**	84
Myosotis sect. *Discolores* subsect. *Discolores* **ser. Ramosissimae** O. Nikiforova **ser. nov.**	84
Myosotis sect. *Discolores* subsect. *Discolores* **ser. Minutiflorae** O. Nikiforova **ser. nov.**	84
Myosotis sect. *Discolores* subsect. *Discolores* **ser. Balbisianae** O. Nikiforova **ser. nov.**	85
Myosotis sect. *Discolores* subsect. *Discolores* **ser. Kenienses** O. Nikiforova **ser. nov.**	85
Myosotis sect. *Discolores* **subsect. Refractae** O. Nikiforova **subsect. nov.**	85

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILES

Primofilix Doweld **gen. nov.**	74
Primofilix antiqua (R. Kidston) Doweld **comb. nov.**	74
Parabotryopteridium Doweld **gen. nov.**	74
Parabotryopteridium tridentata (Felix) Doweld **comb. nov.**	74
Parabotryopteridium cratis (Millay et T. N. Taylor) Doweld **comb. nov.**	74
Parabotryopteridium dichotoma (J. C. Holmes et Galtier) Doweld **comb. nov.**	74
Parabotryopteridium elliptica (Surange) Doweld **comb. nov.**	74
Parabotryopteridium fecunda (Mamay) Doweld **comb. nov.**	74
Parabotryopteridium globosa (Darrah) Doweld **comb. nov.**	74

Parabotryopteridium hirsuta (Williamson) Doweld **comb. nov.** 74
Parabotryopteridium mucilaginosa (Kraentzel) Doweld **comb. nov.** 75
Parabotryopteridium spinosa (Mamay) Doweld **comb. nov.** 75
Parabotryopteridium scottii (J. C. Holmes) Doweld **comb. nov.** 75
Botryopteridium Doweld **nom. nov.** 75
Botryopteridium forensis (B. Renault) Doweld **comb. nov.** 75
Botryopteridium burgkensis (Sterzel) Doweld **comb. nov.** 75
Botryopteridium illinoensis (Mamay) Doweld **comb. nov.** 75
Botryopteridium renaultii (C. Bertrand et Cornaille) Doweld **comb. nov.** 75
Botryopteridium trisecta (Mamay et H. Andrews) Doweld **comb. nov.** 75
Syringophyllum Budants. et Ozerov **gen. nov.** 21
Syringophyllum emarginatum Budants. et Ozerov **gen. et sp. nov.** 21

Опечатки и исправления в Ботаническом журнале за 2001 г.

Том	№	Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
86	11	44	*Leycesteria*	Столбцы	
				«Место заложения первого феллогена», «Стереом», «Корка»	Должны быть пустыми
»	»	45	*Linnaea*	Столбцы	
				«Содержимое клеток первичной коры»	«Друзы»
				«Место заложения первого феллогена»	«Протофлоэма»

К ст. Л. Ю. Буданцева и И. А. Озерова, с. 16

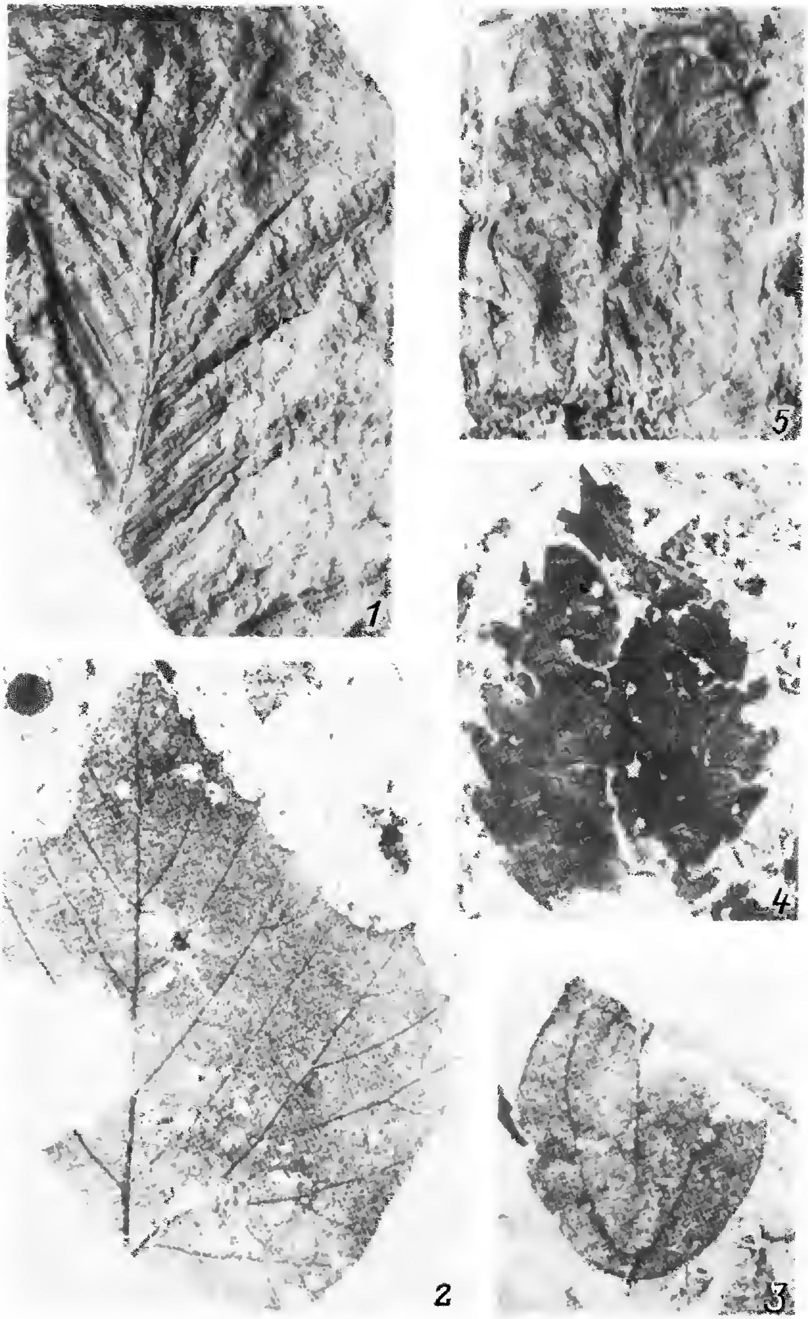


Таблица I.

1 — Taxus mainachensis. Колл. БИН 959, обр. 301; *2 — Platanus snatolana.* Колл. БИН 959, обр. 224; *3 — Lindera kamtschatica.* Колл. БИН 959, обр. 236; *4 — Quercus grinenkoi.* Колл. БИН 959, обр. 245; *5 — Craigia bronnii.* Колл. БИН 959, обр. 310.

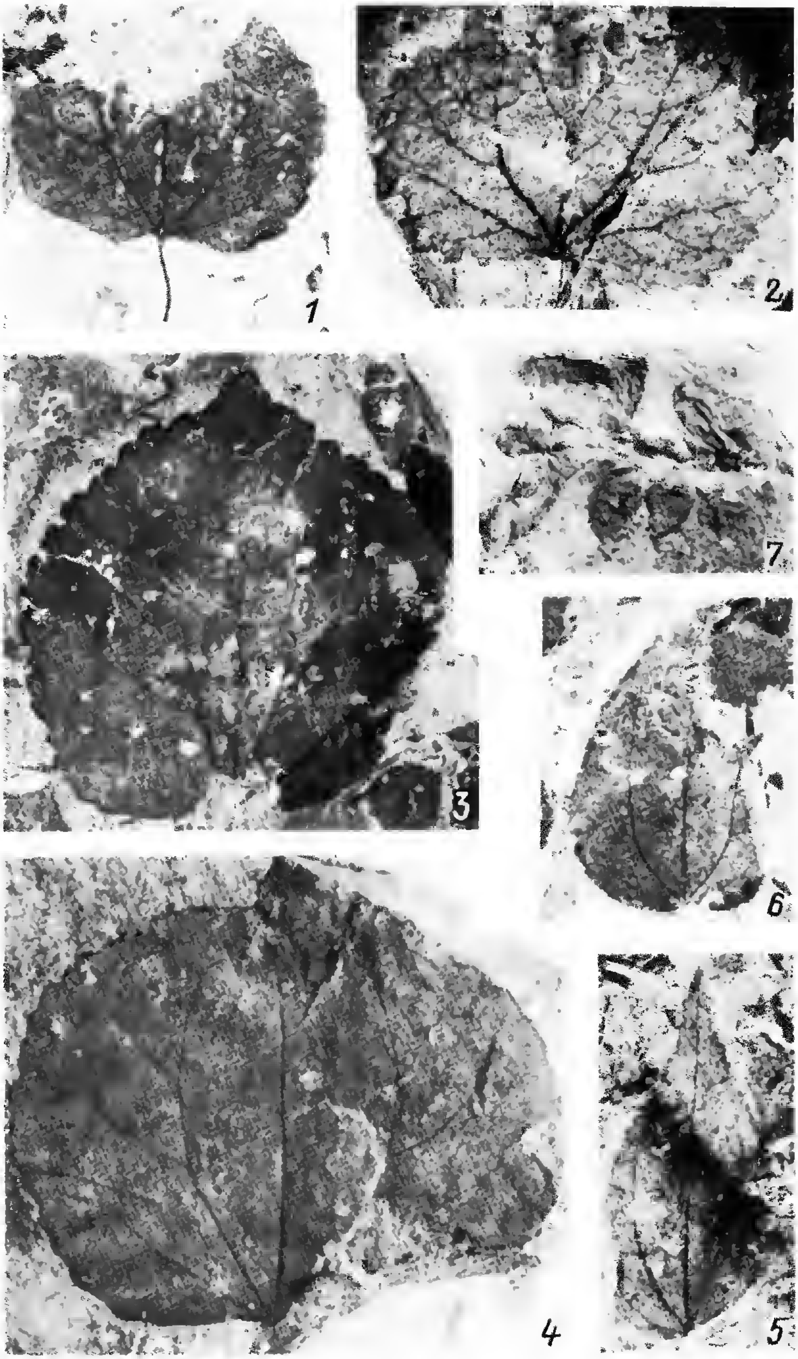
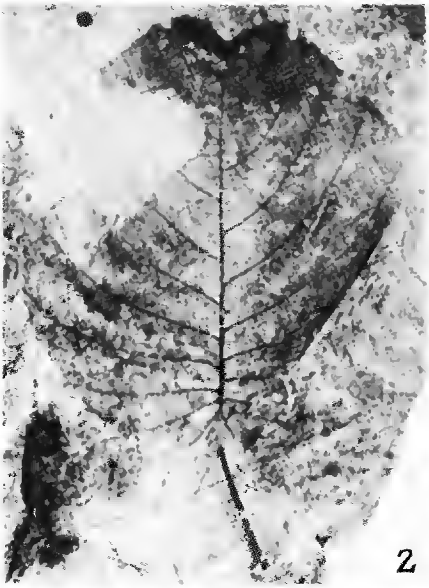
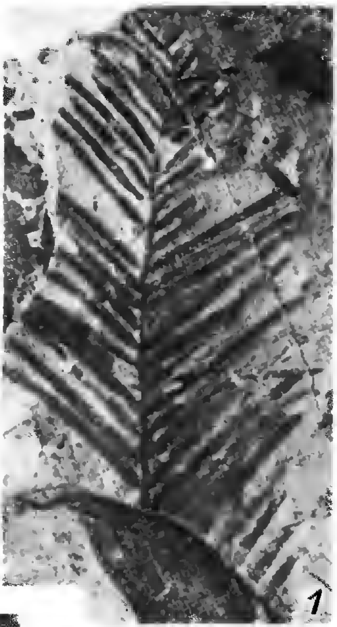
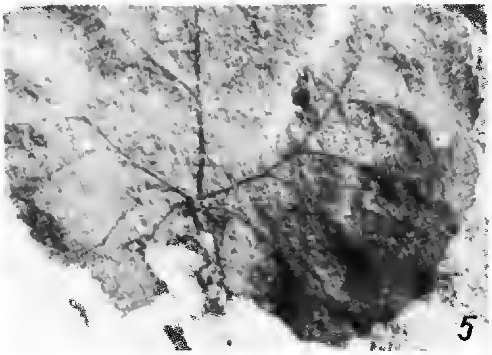


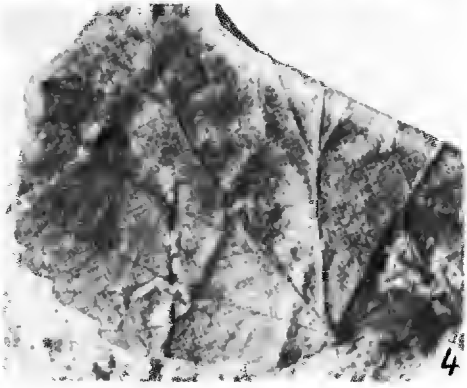
Таблица II.

6 — *Trochodendroides arctica.* Колл. БИН 959, обр. 200, 100, 140, 233, 87, 188; 7 — *Nyssidium arcticum.* Кс
БИН 959, обр. 312.


2


1


5


4

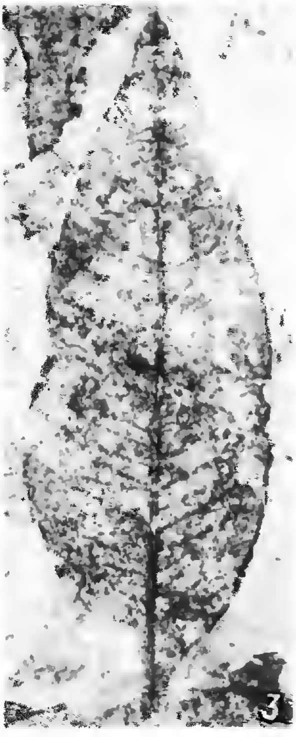
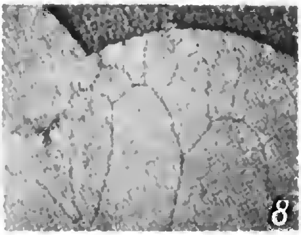
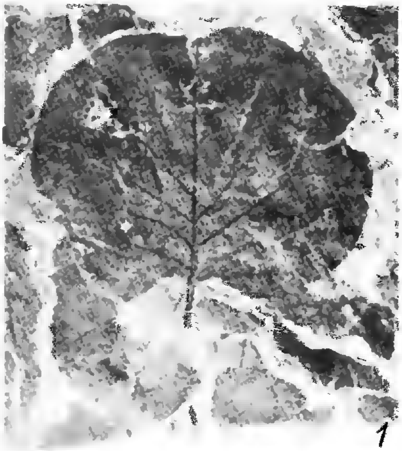
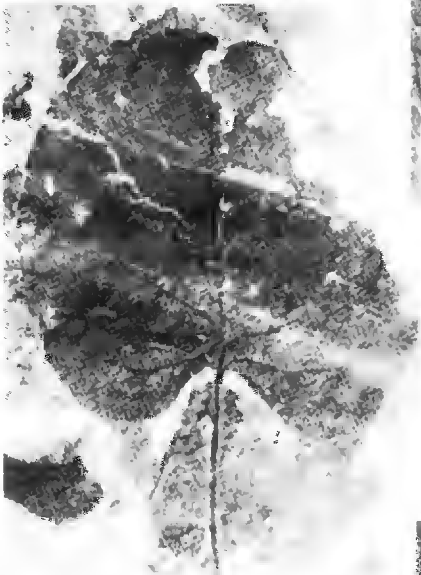

3

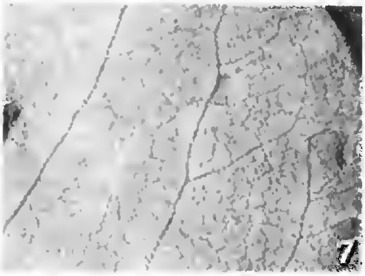
Таблица III.

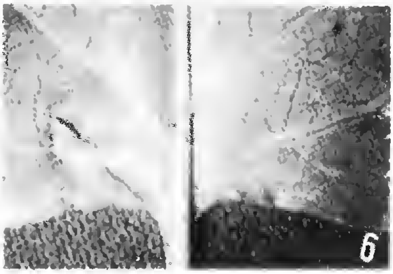
1 — *Metasequoia occidentalis*. Колл. БИН 959, обр. 108; 2 — *Alnus protophylloides*, ум. 3. Колл. БИН 959, обр. 192; *3* — *Paramyrtaciphyllum agapovii*. Колл. БИН 959, обр. 247; *4* — *Acer arcticum*. Колл. БИН 959, обр. 315; *5* — *Ampelopsis cercidifolia*. Колл. БИН 959, обр. 316.

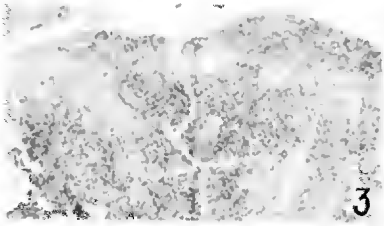

8

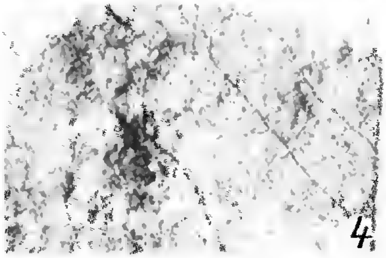

1


2


7


6


3


4

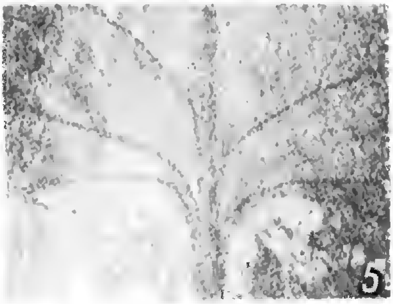

5

Таблица IV.

1—5 — ***Syringophyllum emarginatum*** gen et sp. nov. *1* — голотип. Колл. БИН 959, обр. 130; *3* — деталь верхушк
та, ув. 3; *2* — колл. БИН 959, обр. 133; *4, 5* — детали жилкования, ув. 3. Колл. БИН 959, обр. 62; *6—8* — *Sy*
vulgaris L., совр. — детали листа, ув. 3.

К ст. С. В. Овчинниковой, с. 45

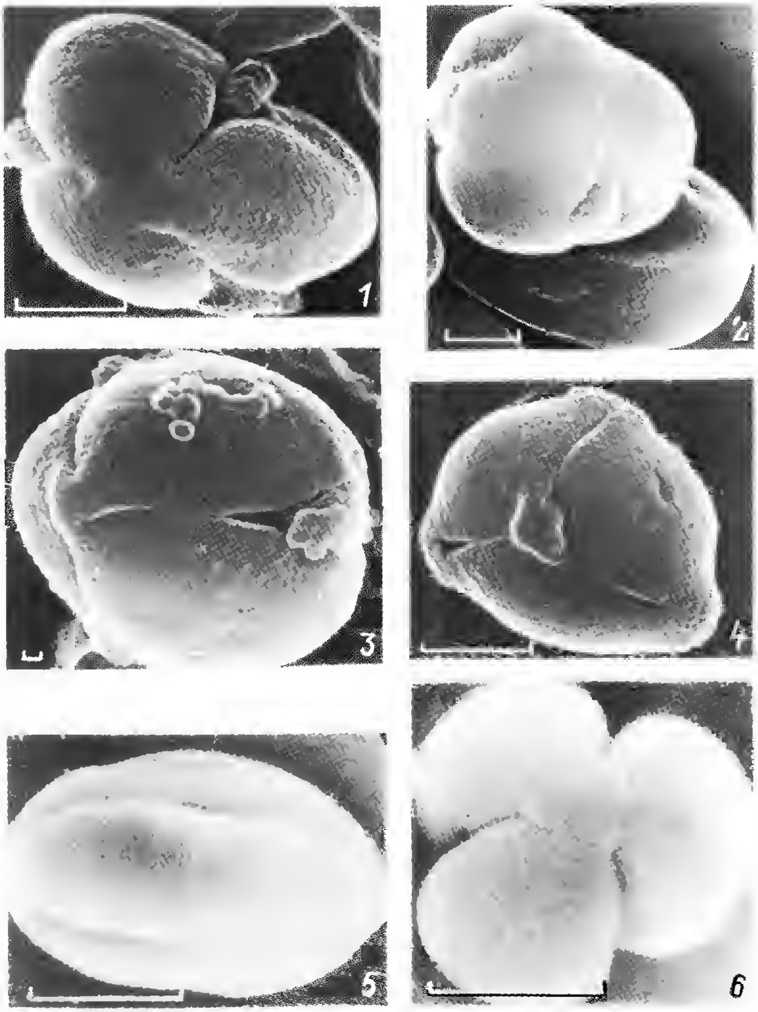


Таблица I. Пыльцевые зерна видов рода *Craniospermum* (СЭМ).

1, 2 — *C. subvillosum*; *3, 4* — *C. canescens*; *5, 6* — *C. subfloccosum*. *1, 4, 6* — вид пыльцевого зерна с полюса; *2, 3, 5* — вид пыльцевого зерна с экватора. Масштабная линейка: *1, 2, 4—6* — 10 мкм; *3* — 1 мкм.

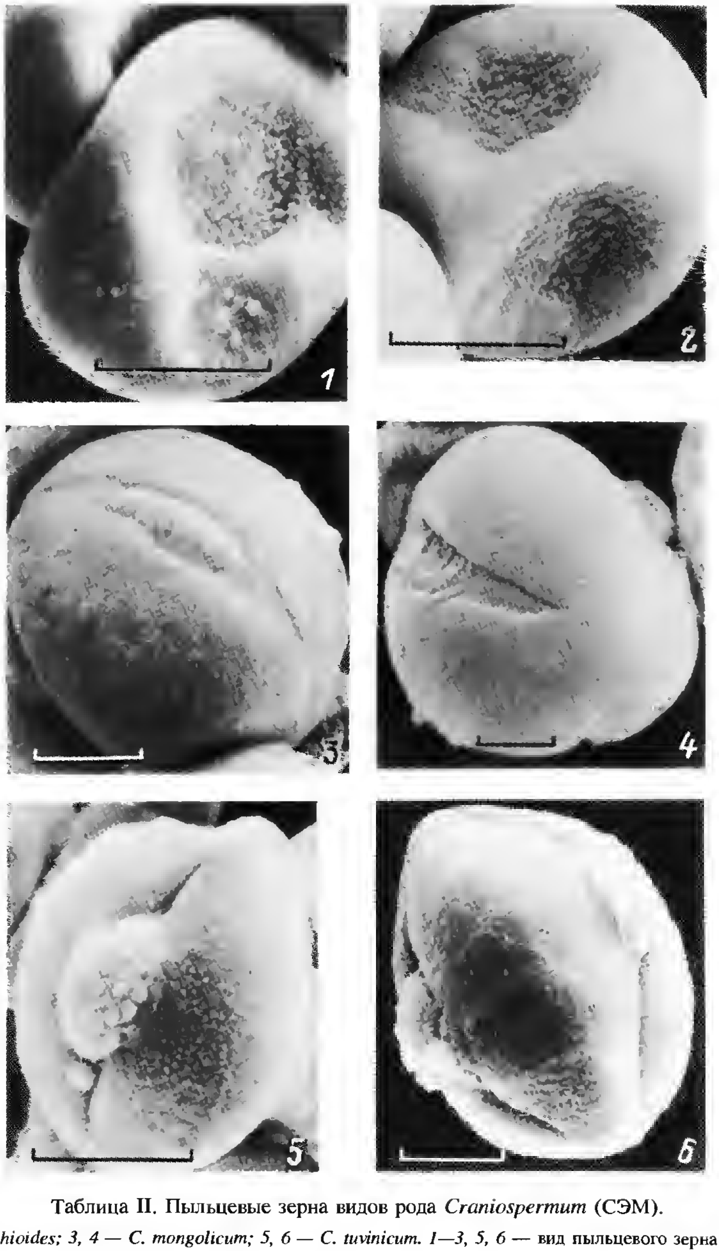


Таблица II. Пыльцевые зерна видов рода *Craniospermum* (СЭМ).

C. echioides; 3, 4 — C. mongolicum; 5, 6 — C. tuvinicum. 1—3, 5, 6 — вид пыльцевого зерна с эк

4 — вид пыльцевого зерна с полюса. Масштабная линейка: *1—6* — 10 мкм.

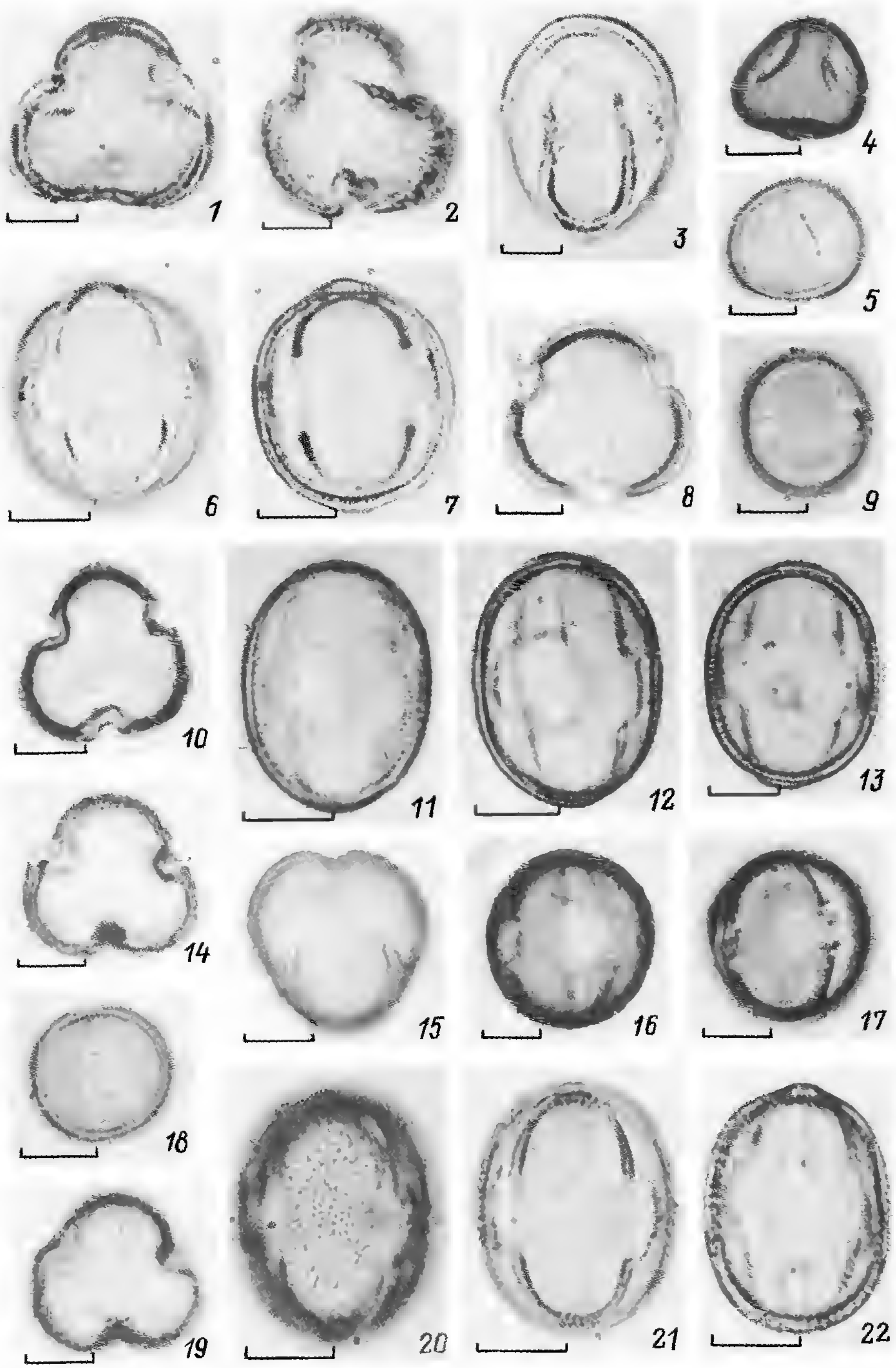


Таблица III. Пыльцевые зерна видов рода *Craniospermum* (СЭМ).

1—3 — C. subvillosum; 4, 5, 9, 18 — C. echioides; 6—8 — C. canescens; 10—13 — C. subfloccosum; 14—17 — C. mongolicum; 19—22 — C. tuvinicum. 1, 2, 4, 8, 10, 14, 15, 19 — вид пыльцевых зерен с полюса; *3, 5—7, 9, 11—13, 16—18, 20—22* — вид пыльцевых зерен с экватора. Масштабная линейка: *1—22* — 10 мкм.

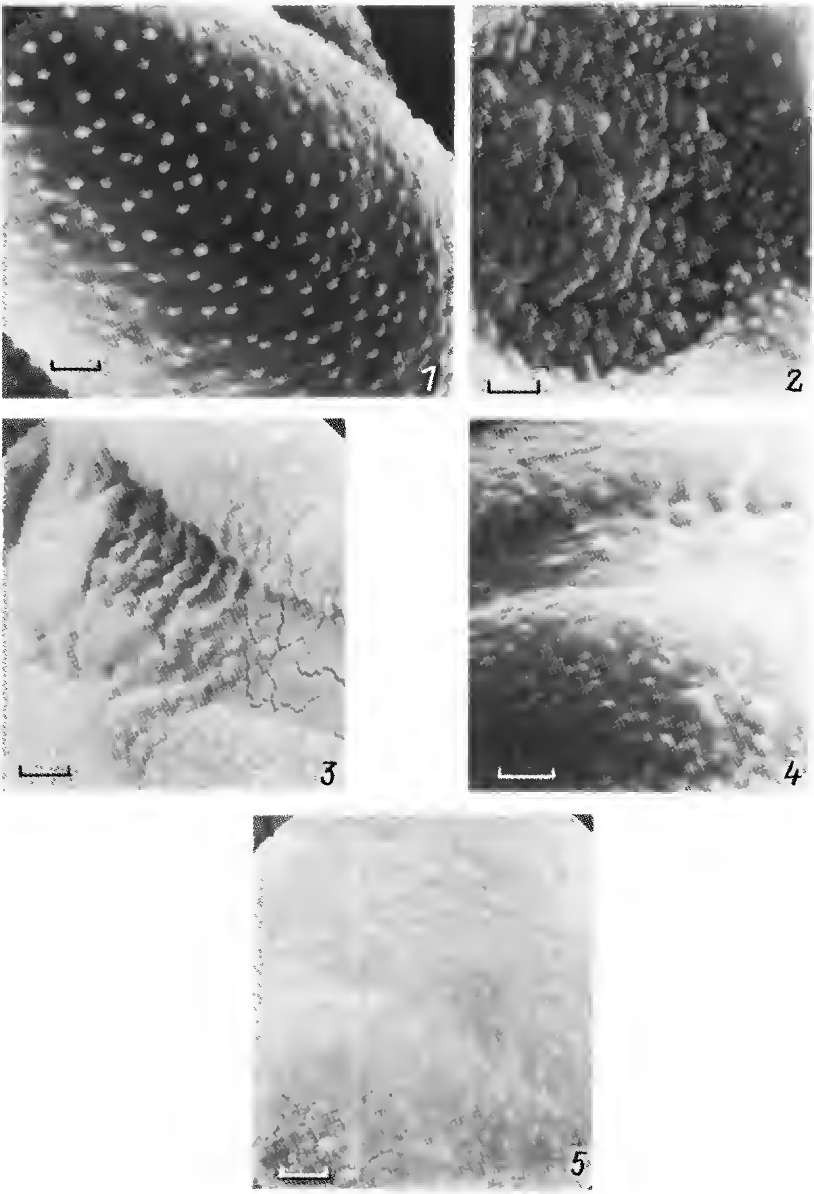


Таблица IV. Поверхность экзины пыльцевых зерен видов рода *Craniospermum* (СЭМ).

— *C. subfloccosum*; *2* — *C. echioides*; *3, 4* — *C. mongolicum*; *5* — *C. tuvinicum*. *2* — часть поверхности пыльцев зерна в районе поры, *3* — сложная апертура — в районе оры. Масштабная линейка: *1—5* — 1 мкм.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА». Т. 86, 2001 г.

Обзорные статьи

		Стр.
Грищенко Е. В. Эмбриогенная детерминация развития микроспор и пыльцы *Brassica napus* в условиях in vitro	11	1
Николаева М. Г. Эколого-физиологические особенности покоя и прорастания семян (итоги исследований за истекшее столетие)	12	1

Оригинальные статьи

Белкина О. А. Листостебельные мхи антропогенных местообитаний Мурманской области	11	21
Буданцев Л. Ю., Озеров И. А. К истории формирования и развития флоры на северо-востоке Азии в палеогене	12	15
Василевич В. И. Широколиственные леса бассейна реки Вятки	10	10
Василевич В. И., Щукина К. В. Черноольховые леса северо-запада Европейской России	3	15
Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Arabidopsis thaliana* в ходе дифференциации. 3. Замыкающие клетки устьиц	5	1
Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) в ходе дифференциации. 2. Палисадный мезофилл	3	1
Глазкова Е. А. История формирования флоры островов восточной части Финского залива	11	73
Дегтева С. В. Видовой состав березовых лесов подзон средней и южной тайги Республики Коми	4	34
Демченко К. Н., Демченко Н. П., Данилова М. Ф. Инициация и развитие примордиев боковых корней у проростков *Triticum aestivum* (*Poaceae*) и *Cucurbita pepo* (*Cucurbitaceae*)	1	14
Егорова В. Н., Мамаева Х. П., Фирсов С. Н. Структура консорций генеративной сферы злаков и возобновление их ценопопуляций в пойменных ценозах реки Оки	7	26
Ишбирдин А. Р. Эколого-географические закономерности синантропной флоры России. 1. Хорология основных синтаксонов растительности	3	27
Камелина О. П. Развитие эмбриональных структур в роде *Hablitzia* (*Chenopodiaceae*)	10	1
Катенин А. Е. Флора и растительность горячих и холодных минеральных источников на северном побережье Чукотского полуострова	2	1
Кожевников Ю. П. Флора средней Чукотки и ее дифференциация	1	43
Косенко В. Н. Палинологические данные к систематике надпорядка *Lilianae*	8	1
Кравцова Т. И. Строение перикарпия у представителей трибы *Boehmerieae* (*Urticaceae*)	6	18
Куркин К. А. Экологическая классификация растительности пойменных лугов как основа для изучения синэкологических оптимумов видов	1	31
Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия первичной и вторичной коры *Rosaceae*. 7. *Rosoideae—Potentilleae*	4	12
Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия первичной и вторичной коры *Rosaceae*. 8. *Rosoideae: Dryadeae—Geeae*	6	1
Нилова М. В. Анатомия коры представителей семейства *Caprifoliaceae* s. l.	11	37
Поспелов И. Н., Поспелова Е. Б. Повторная инвентаризация флоры низовий реки Бикады (Яму-Неру, Таймыр) через 70 лет	5	13
Пристяжнюк С. А. Синузии напочвенных лишайников субарктических тундр полуострова Ямал	5	30

Пристяжнюк С. А. Сравнительный анализ напочвенных лишайниковых синузий в субарктических тундрах полуострова Ямал ... 7 15
Смагин В. А., Боч М. С. Флора и растительность болот европейского Севера России (в пределах таежной зоны) ... 6 40
Трифонова И. С., Афанасьева А. Л., Павлова О. А. Видовой состав и биомасса фитопланктона притоков Ладожского озера и реки Невы ... 11 10
Чуб В. В., Мавродиев Е. В. Морфологические особенности листовых серий в семействе *Commelinaceae* в связи с вопросом о числе и гомологии профиллов однодольных ... 4 1
Шамров И. И. Морфогенез семязачатка и семени у *Listera ovata* (*Orchidaceae*) . 1 3
Шамров И. И., Анисимова Г. М., Батыгина Т. Б., Лакшми Сита Г. Типы и морфологическая эволюция семязачатка в порядке *Santalales* ... 7 1
Шереметьев С. Н., Филатова Н. И., Чеботарева К. Е., Нескрябина Е. С. Структурно-функциональная организация видов разнотравно-осокового сообщества поймы реки Хопёр (Воронежская область) ... 7 39
Шнеер В. С., Кутявина Н. Г., Пименов М. Г. Иммунохимическое изучение таксономических отношений в трибах *Coriandreae, Scandiceae, Caucalideae, Dauceae* и *Thapsieae* (*Umbelliferae—Apioideae*) ... 2 14
Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Королева Т. М., Кучеров И. Б., Петровский В. В., Ребристая О. В., Секретарева Н. А., Хитун О. В., Ходачек Е. А. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды ... 9 1

Сообщения

Аветисян В. Е., Асатрян М. Я. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 6. Дополнения ... 3 75
Андреев А. А., Певзнер М. М. История растительности низовий Камчатки за последние 6000 лет ... 5 39
Антипин В. К., Дьячкова Т. Ю. Флора и растительность болот восточной части Онежского полуострова ... 5 89
Артамонов А. А. *Crataegus ambigua* (*Rosaceae*) в бассейне Дона ... 11 99
Артемов И. А., Королюк Е. А., Полосьмак Н. В. Растения в Пазырыкских курганах (Южный Алтай, плато Укок) ... 10 66
Баландин С. В. Анализ флоры хребта Басеги (Средний Урал) ... 8 37
Баландин С. В. Динамика степной растительности Уктусских гор (Средний Урал) ... 5 103
Благовещенский И. В. Растительность болот заказника «Сурский» (Ульяновская область) ... 3 97
Блинова И. В. Онтогенетическая структура популяций некоторых орхидных на нарушенных местообитаниях в Мурманской области ... 6 101
Бобкова Е. В. Жизненные формы и онтогенез *Alnus incana* (*Betulaceae*) в подзоне хвойно-широколиственных лесов европейской части России ... 4 75
Борисовская Г. М., Романова М. А., Шалиско В. Ю. Морфология побега и формирование стелы *Phegopteris connectilis* (*Thelypteridaceae*) ... 8 62
Бузунова И. О., Кузярин А. Т. Коллекция типовых образцов таксонов семейства розоцветных (*Rosaceae*) в Гербарии Львовского государственного природоведческого музея НАН Украины (Львов, LWS) ... 6 122
Василевич В. И., Бибикова Т. В. Широколиственные леса северо-запада Европейской России. 1. Типы дубовых лесов ... 7 88
Венжик Ю. В., Николаевская Т. С. Структурные особенности мезофилла листа *Festuca pratensis* (*Poaceae*) ... 10 52
Викулин С. В., Меньез Е. Г., Яковлева О. В. Микроморфология листа *Halophila* (*Hydrocharitaceae*) ... 7 80
Виноградова В. М. Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 5. *Elaeosticta—Prangos* ... 2 50
Волкова Л. В. Тераты цветка у *Heracleum dissectum* (*Apiaceae*) ... 12 38
Волкова Л. В. Онтогенез и особенности биологии *Conioselinum tataricum* (*Apiaceae*) ... 8 85

Второва В. Н., Маркерт Б., Лефлер У. С. Эпифитные папоротники лесных тропических экосистем как индикаторы состояния окружающей среды (на примере Южного Вьетнама) 6 90
Галанин А. В., Беликович А. В., Михалева Н. А. Оценка флористической изученности территории по точечным картам ареалов видов 8 44
Галанина О. В., Андреева Е. Н., Кузьмина Е. О. Растительный покров охраняемой части Кудровского болота 11 109
Гуреева И. И., Тимошок Е. Е. Онтогенез и структура ценопопуляций *Gueldenstaedtia monophylla* (*Fabaceae*) на юго-восточном Алтае 8 94
Даровских Е. В., Горовой П. Г. Эпидермальный анализ дальневосточных видов *Bupleurum* (*Umbelliferae*) 6 64
Дудорева Т. А. Дополнения к флоре лишайников Мурманской области 12 32
Елизарова В. А. Зоопланктон как фактор скорости роста фитопланктона в мезотрофном водоеме 7 53
Ермолова Л. С., Гульбе Я. И., Гульбе Т. А., Уткин А. И. Ростовые побеги как элемент структуры крон в пологе березняка 5 79
Жуйкова Т. В., Безель В. С., Позолотина В. Н. Демографическая структура *Taraxacum officinale* s. l. в условиях химического загрязнения среды 8 103
Загидуллина А. Т. Пространственная организация ценопопуляций *Pinus sylvestris* на вырубках разной давности 4 86
Зернов А. С. К адвентивной флоре Северо-Западного Закавказья 6 80
Захарова В. И., Карпов Н. С., Софронова Е. В. Восстановление растительности лесотундры после горных разработок в низовьях реки Яны (Северная Якутия) 11 121
Игошева Н. И. Состав, структура и продуктивность луговой растительности среднего течения реки Оби 5 111
Илюшко М. В., Картавцев Ю. Ф., Журавлев Ю. Н. Изменчивость морфологических признаков *Iris setosa* (*Iridaceae*) на российском Дальнем Востоке 3 60
Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К характеристике фитогенного поля *Picea abies* (*Pinaceae*) в зеленомошных сосняках 5 94
Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Реактивность и чувствительность видов к экологическим факторам 3 80
Каракулов А. В., Ламанова Т. Г. Структура и динамика естественных регенерационных фитоценозов на спланированных отвалах Кузнецкой котловины (юг Западной Сибири) 7 114
Киселева Т. Г., Тимонин А. К. Эффективность опыления *Orchis militaris* в юго-восточной Мордовии 4 72
Комарова Т. А., Прохоренко Н. Б. Региональные экологические шкалы и использование их при классификации лесов полуострова Муравьев-Амурский (Приморье) 7 101
Константинова И. А. Ультраструктура и систематическое положение *Chlorococcum pinguideum* и *C. refringens* (*Chlorococcales, Chlorophyta*) 2 38
Копцева Е. М., Сумина О. И. Растения техногенных и естественных местообитаний на трассе строящейся железной дороги (южный Ямал) 9 95
Кравцова Т. И. Строение перикарпия в трибе *Urticeae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой 11 49
Крестовская Т. В., Борисовская Г. М., Сердюк Г. Н. Анатомическое строение перикарпия у представителей родов *Stachys* и *Betonica* (*Lamiaceae*) 5 54
Куваев В. Б., Сонникова А. Е. Высотное распределение сосудистых растений верхней части горного профиля в Саяно-Шушенском заповеднике (Западный Саян) 4 96
Кудрявцева О. В., Шмакова Н. Ю., Кузьмин А. В. Количественно-анатомическая и продуктивная характеристики ассимилирующих органов растений-доминантов горных тундр Хибин 9 108
Кузьмина Ж. В., Трешкин С. Е. Изменения во флоре и растительности заповедника «Бадай-Тугай» в связи с изменением гидрологического режима 1 73
Кузьмичев А. И., Краснова А. Н. Парциальные флоры пресных водоемов Европейской России 1 65
Куликов П. В. О межвидовой гибридизации узколистных овсяниц (*Festuca, Poaceae*) на Урале 2 58
Лащинский Н. Н. Папоротниковые поляны высокогорий Кузнецкого Алатау . . . 6 83

Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия первичной и вторичной коры *Rosaceae*. 9. *Rosoideae: Sanguisorbeae* (*=Poterieae*)—*Sanguisorbiinae*	9	52
Ляшенко О. А. Планктонная альгофлора Иваньковского и Угличского водохранилищ	10	26
Ляшенко О. А. Развитие *Planktothrix* (*Cyanophyta*) в водоемах бассейна верхней Волги	7	61
Малышева Н. В. Лишайники садовых и дачных участков Санкт-Петербурга и его окрестностей	2	41
Матвеев Д. Е. Заметки об адвентивных растениях Волгоградской области	11	91
Мельник В. И., Савчук Р. И., Баточенко В. Н. Растительный покров Острожской долины (Украина)	8	112
Мельникова И. В., Снежкова С. А. Анатомические особенности древесины *Rosa koreana* и *R. gracilipes* (*Rosaceae*) российского Дальнего Востока	9	72
Мерзлякова И. Е. Соотношение синантропных элементов во флоре города Томска	11	94
Михайлова Т. А. Развитие ценопопуляций *Laminaria saccharina* (*Phaeophyta*) при заселении свободного субстрата в Белом море	12	24
Михалевская О. Б. Структура и регуляция развития побеговых систем и элементарных побегов у некоторых видов *Acer* (*Aceraceae*)	10	42
Михеев А. Д. *Campanula dolomitica* и *C. kirpicznikovii* (*Campanulaceae*) флоры Северного Кавказа	3	72
Мочалова О. А. Род *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) в Магаданской области	7	74
Муратова Е. Н., Владимирова О. С. Добавочные хромосомы у *Picea glehnii* (*Pinaceae*)	5	125
Нилова М. В. История таксономического изучения семейства *Caprifoliaceae*	7	65
Овчинникова С. В. Палиноморфология рода *Craniospermum* (*Boraginaceae*)	12	44
Олонова М. В. Изучение комплекса *Poa glauca* (*Poaceae*) на территории Сибири	8	18
Орлова Л. В. О диагностических признаках вегетативных органов в роде *Pinus* (*Pinaceae*)	9	33
Орлова Т. Ю., Стоник И. В. Виды *Pseudo-nitzschia* (*Bacillariophyta*) из дальневосточных морей России	4	47
Павлюткин Б. И. *Zelkova* и *Celtis* (*Ulmaceae*) в позднемиоценовой флоре Приморья, Дальний Восток России	6	113
Павлюткин Б. И. Род *Populus* (*Salicaceae*) в позднем миоцене Приморья, Дальний Восток России	11	101
Перестенко Л. П. Литоральные фитоценозы Командорских островов	1	55
Раенко Л. М. Типовые образцы таксонов семейства *Boraginaceae* Восточной Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE)	4	70
Романовский А. М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском полесье	8	72
Санкин Л. С., Мочалова О. В., Тихомирова Л. И. Особенности мейоза в пыльниках у сесквидиплоидного смородино-крыжовникового гибрида	11	81
Сатарова Т. Н. Ранние этапы развития структур пыльцевого происхождения в культуре пыльников кукурузы	6	72
Седельникова Т. С., Муратова Е. Н. Кариологическое изучение *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) с «ведьминой метлой», растущей на болоте	12	50
Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. XI. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Chlorogoniella* (*Chlamydomonadaceae, Chlorophyta*)	1	84
Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. XII. Некоторые особенности митоза видов *Chlamydomonas* группы *Chlamydella* (*Chlamydomonadales, Chlorophyta*)	6	56
Селина М. С., Коновалова Г. В. Морфология *Alexandrium pseudogonyaulax* (*Dynophyta*) из дальневосточных морей России	10	22
Селина М. С., Орлова Т. Ю. Дополнение к флоре микроводорослей планктона Охотского моря	9	28
Семенова Г. П., Доронькин В. М. *Iris ludwigii* (*Iridaceae*) — редкий вид флоры Сибири: биология, интродукция	9	44
Семкин Б. И., Пшеничникова Н. Ф., Борзова Л. М. О местообитаниях *Dimeria neglecta* (*Poaceae*) на островах залива Петра Великого (Японское море)	10	70
Сенников А. Н., Илларионова И. Д. Морфологическое и анатомическое строение семянок видов рода *Hieracium* (*Asteraceae*) и близких родов	3	37

Сенников А. Н., Илларионова И. Д. Морфологическое и анатомическое строение семянок видов рода *Prenanthes* s. l. (*Asteraceae*) 10 56
Сенников А. Н., Илларионова И. Д. Морфологическое и анатомическое строение семянок некоторых видов рода *Sonchus* (*Asteraceae*) 5 65
Смирнов А. А. Сахалинский научный гербарий сосудистых растений 5 123
Смирнов И. А., Литвинова Е. М. Дубовые леса в XVIII веке на современной территории Новгородской области по архивным данным 9 90
Смирнова О. В., Коротков В. Н. Старовозрастные леса Пяозерского лесхоза Северо-Западной Карелии 1 98
Снигиревский С. М. Ископаемые *Phaeophyta* (?) из верхнедевонских отложений Северного Тимана (Россия) 4 62
Судачкова Н. Е., Милютина И. Л., Семенова Г. П. Оценка запасающих функций вторичной флоэмы и древесины ствола *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) в условиях низкотемпературного и гипоксического стрессов в ризосфере 1 89
Телятников М. Ю. Активность и видовое богатство широтных географических групп видов (на примере кустарничково-зеленомошных тундр полуострова Ямал) 3 86
Уланова А. А. Водоросли литоральных и супралиторальных ванн острова Большой Соловецкий (Белое море) 5 45
Урбанавичене И. Н. Экология эпифитных лишайников, произрастающих на *Abies sibirica* в Южном Прибайкалье 9 80
Харитонов В. Г. Диатомовые (*Bacillariophyta*) техногенных водотоков Колымского нагорья 10 34
Харитонов В. Г. Представители семейства *Achnanthaceae* (*Bacillariophyta*) в пресных водоемах Берингии 4 53
Черепанова М. В., Гребенникова Т. А. Флора *Bacillariophyta* из озерных диатомитов острова Кунашир (Курильские острова) 2 26
Шохина Н. К., Руцких И. Б., Долгих А. П. Биология полиплоидных рас *Artemisia dracunculus* (*Asteraceae*) 12 60
Шутов В. В., Рыжова Н. В., Рыжов А. Н., Останин А. Н. Влияние рекреационных нагрузок на флористический состав и обилие видов ельника кислично-щитовникового (Костромская область) 2 63
Шушпанникова Г. С. Синантропная флора таежных и тундровых территорий Северо-Востока Европейской России 8 28
Яковлева О. В., Бузников А. А., Паутов А. А., Андреева Е. Н., Юрковская Т. К., Алексеева-Попова Н. В. Морфолого-анатомическая характеристика *Hylocomium splendens* (*Hylocomiaceae*, Musci) — индикатора загрязнения лесов Карельского перешейка 8 52

Систематические обзоры и новые таксоны

Аскерова Р. А., Гарахани П. Х. Новый вид рода *Ornithogalum* (*Hyacinthaceae*) из Азербайджана 10 94
Алексеева Н. Б. О таксономическом статусе *Iris musulmanica* и *I. klattii* (*Iridaceae*) 6 154
Аревшатян И. Г. Ревизия видов *Astragalus* (*Fabaceae*) Армении. Секция *Ornithopodium* 4 137
Баранова М. В. Онтогенез и ритмика развития монокарпического побега у видов рода *Erythronium* (*Liliaceae*) 2 102
Бялт В. В. Что такое *Orostachys erubescens* (*Crassulaceae*) 4 135
Викторов В. П. О таксономии группы родства *Campanula bellidifolia* (*Campanulaceae*) 9 116
Дорофеев В. И. Новый вид рода *Hornungia* (*Brassicaceae*) 4 132
Доуэльд А. Б. Реклассификация и номенклатурные изменения рода *Botryopteris* (*Pteridophyta*) 12 73
Дудкин Р. В., Гончарова С. Б., Волкова С. А. Новый вид рода *Orostachys* (*Crassulaceae*) из Приморского края 6 143
Иконников С. С. Новый вид рода *Acantholimon* (*Limoniaceae*) с Памира 10 92
Князев М. С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале. II. Виды родства *Oxytropis ambigua* 1 126
Князев М. С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале. III. Виды родства *Oxytropis campestris* 2 79

Князев М. С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале. IV. Виды родства *Oxytropis songorica* 4 140
Князев М. С., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Тюльпаны родства *Tulipa biebersteiniana* (*Liliaceae*) на Южном Урале 3 109
Кудряшова Г. Л. Обзор видов рода *Allium* (*Alliaceae*) Кавказа 4 119
Кучеров И. Б. Новый вид *Poa* (*Poaceae*) с западных предгорий Северного Урала 11 132
Лазьков Г. А. Новый вид рода *Dracocephalum* (*Lamiaceae*) и флористические находки в Киргизии 6 146
Мавродиев Е. В. *Rohrbachia* — новый род семейства *Typhaceae* 9 120
Макрый Т. В., Голубкова Н. С. Новый вид рода *Strangospora* (*Acarosporacea, Lichenes*) из Западного Забайкалья 5 131
Малютин Н. И. Система рода *Delphinium* (*Ranunculaceae*) 8 120
Меницкий Ю. Л. Конспект кавказских видов *Echinops* (*Asteraceae*) 11 128
Меницкий Ю. Л. Конспект кавказских видов *Onobrychis* (*Fabaceae*) 10 75
Меницкий Ю. Л., Конечная Г. Ю. Обзор видов рода *Senecio* (*Asteraceae*) Кавказа 2 88
Никитин В. В. Новые таксоны рода *Viola* (*Violaceae*) флоры Восточной Европы 1 134
Никифорова О. Д. Система рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) 12 77
Овчинникова С. В. Новый вид рода *Lappula* (*Boraginaceae*) из Сибири 5 133
Оганесян М. Э. Обзор секций *Symphyandriformes* и *Cordifoliae* подрода *Campanula* (*Campanula, Campanulaceae*) 11 134
Околодков Ю. Б. Современная система динофлагеллят (*Dinoflagellata*) 1 110
Орлова Л. В. Система дикорастущих и интродуцированных видов *Pinus* (*Pinaceae*) России. 1. Подрод *Strobus* 4 113
Пименов М. Г., Клюйков Е. В. Дополнение к роду *Ducrosia* (*Umbelliferae—Tordylieae*) 4 149
Попова Т. Н. Обзор кавказских видов *Rhynchocorys* (*Scrophulariaceae*) 10 89
Фомичев И. В. Обзор видов рода *Equisetum* (*Equisetaceae*) Кавказа 3 104
Ханджян Н. С. Род *Carex* (*Cyperaceae*) во флоре Армении 5 135
Цвелёв Н. Н. О тополях (*Populus, Salicaceae*) Санкт-Петербурга и Ленинградской области 2 70
Чернева О. В. Конспект видов секций *Penduliflorae, Integrae* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) 6 149
Чернева О. В. Система секции *Chaetocarpae* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) 12 86
Юрцев Б. А. Аннотированный список видов рода *Potentilla* (*Rosaceae*) в циркумполярной Арктике 6 131

Флористические находки

Бакалин В. А., Мульдияров Е. Я., Лапшина Е. Д. *Harpanthus drummondii* (*Geocalycaceae, Hepaticae*) — новый вид для Евразии 6 159
Барышева О. В., Яковлева Г. И. Новые виды сосудистых растений во флоре Кемеровской области 4 156
Благовещенский И. В. О находке *Carex bohemica* (*Cyperaceae*) в Ульяновском Предволжье 5 141
Бобров А. А., Чемерис Е. В. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Ярославской области 11 151
Борисова М. А., Гарин Э. В., Папченков В. Г. Флористические находки на транспортных путях Ярославской области 2 111
Глазунов В. А., Валеева Э. И. Новые местонахождения *Dryopteris filix-mas* (*Dryopteridaceae*) в Тюменской области 7 125
Гончаренко В. И. *Rubus plicatus* (*Rosaceae*) — новый вид для флоры Белоруссии 8 134
Джус М. А., Сауткина Т. А., Тихомиров Вал. Н., Зубкевич Г. И., Поликсенова В. Д. Дополнения к флоре Государственного национального парка «Беловежская Пуща» 9 128
Доронина А. Ю. Флористические находки на Карельском перешейке (Ленинградская область) 1 148
Дружков Н. В., Дружкова Е. И. *Ditylum brightwellii* (*Bacillariophyta*) в прибрежных водах Мурмана (Баренцево море) 4 152
Ибрагимов А. Ш., Талыбов Т. Г. *Ruppiaceae* — новое семейство для флоры Нахичеванской АР 8 136

Иваненко Ю. А. *Diphasiastrum nikoënse* (*Lycopodiaceae*) — новый вид во флоре Российской Федерации 9 125
Капитонова О. А. Находка *Lemna turionifera* (*Lemnaceae*) в Удмуртии 3 123
Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. *Hypericum laxum* (*Hypericaceae*) — новый вид для флоры России (Приморский край) 4 160
Комжа А. Л., Попов К. П., Ефимова В. А., Бируля И. В. Флористические находки в Северной Осетии 10 106
Конечная Г. Ю., Цвелёв Н. Н. Флористические находки в Северо-Западной России 6 165
Костина В. А. Дополнения к флоре Мурманской области 10 101
Красовская Л. С., Кагало А. А., Губарева И. Ю. *Rubus bertramii* (*Rosaceae*) — новый вид для флоры Украины 7 126
Майоров С. Р., Решетникова Н. М. О находке *Glyceria striata* (*Gramineae*) в Смоленской области 12 91
Максимов А. И., Напреенко М. Г. О распространении *Sphagnum molle* (*Sphagnaceae*) в России 10 96
Мельникова А. Б. Дополнение к флоре сосудистых растений заповедника «Большехехцирский» и его охранной зоны (Хабаровский край) 8 131
Мучник Е. Э., Урбанавичюс Г. П. Находка *Leptogium schraderi* (*Collemataceae, Lichenes*) в России 3 120
Напреенко М. Г. О распространении *Erica tetralix* (*Ericaceae*) в Калининградской области 1 150
Панченков В. Г., Козловская О. И. Флористические находки в Вологодской области 7 122
Похилько А. А., Василевская Н. В., Меньшакова М. Ю., Рыжик И. В. Дополнение к флоре Ловозерских гор (Мурманская область) 7 121
Прокопенко С. В. Новая находка *Dryopteris chinensis* (*Driopteridaceae*) в Приморском крае 6 162
Ревушкин А. С., Рудая Н. А., Сморгов А. Е., Эбель А. Л., Щёголева Н. В. Флористические находки в Западной Монголии 5 142
Сапожникова Т. Г. О находке *Polystichum kruckebergii* (*Dryopteridaceae*) на Аляске 10 100
Свириденко Б. Ф., Зарипов Р. Г., Бекишева И. В., Свириденко Т. В. Флористические находки в Омской области 1 153
Талыбов Т. Г. О новом семействе *Adiantaceae* для флоры Нахичеванской АР (Азербайджан) 6 171
Тетерюк Б. Ю., Канев В. А. Новые сведения о распространении *Isoëtes setacea* (*Isoëtaceae*) на северо-востоке Европейской России 3 121
Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. *Phaeophyscia poeltii* (*Physciaceae, Lichenes*) — новый вид для России 6 157
Хозяинова Н. В., Глазунов В. А. Флористические находки на юге Тюменской области 2 116
Чубарь Е. А. *Rubus pungens* (*Rosaceae*) — новый вид для флоры России с Дальнего Востока 7 128
Чубарь Е. А., Недолужко В. А. Дополнение к флоре островов залива Петра Великого (Японское море) 3 125
Юрова Э. А. Флористические находки в Новгородской области 4 154

Методика ботанических исследований

Баландин С. А., Калиниченко И. М. Электронные информационные ресурсы и их библиографическое описание 9 137
Велисевич С. Н., Амяго Е. М., Воробьев В. Н. Методика ретроспективного изучения динамики женского и мужского «цветения» *Larix sibirica* (*Pinaceae*) 8 137
Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Использование показателя «сквозистость полога древостоя» для оценки экологических условий в лесу 4 164
Терехин Э. С., Романова В. О., Вегманн К. Метод биотестов для внутривидовой таксономии *Orobanche cernua* (*Orobanchaceae*) 1 157

Охрана растительного мира

Баландин С. В. Форма кадастра популяций редких и исчезающих видов растений на примере Свердловской области 10 111

Костина В. А., Берлина Н. Г. Очерк флоры Лапландского государственного биосферного заповедника (Мурманская область) ... 12 94

Числа хромосом

Волкова С. А., Мельникова И. В. Числа хромосом видов рода *Rosa* (*Rosaceae*) на Дальнем Востоке России ... 9 146
Джус М. А., Дмитриева С. А. Хромосомные числа видов рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) в Белоруссии ... 8 144
Ломоносова М. Н., Красников А. А., Красникова С. А. Числа хромосом видов семейства *Chenopodiaceae* из Сибири ... 9 145
Муратова Е. Н., Владимирова О. С., Седельникова Т. С. Числа хромосом некоторых представителей голосеменных растений ... 8 143
Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Шаталова С. А. Числа хромосом некоторых видов флоры окрестностей Владивостока (Приморский край) ... 1 168

История науки

Грубов В. И., Бородина-Грабовская А. Е. Сотрудничество К. И. Максимовича с японскими ботаниками в изучении флоры Японии ... 9 148
Манойленко К. В. Академик И. П. Бородин (1847—1930): ботаник, педагог, организатор науки ... 2 121
Работнов Т. А. К истории возникновения фитоценологии ... 3 133
Работнов Т. А. Памяти Гейнца Элленберга (01.08.1913—02.05.1997) ... 4 166
Родионенко Г. И. Неожиданная встреча с Н. И. Вавиловым ... 1 173

Юбилеи и даты

Байкова Е. В., Ломоносова М. Н., Павлова Т. А., Шауло Д. Н., Жирова О. С. Иван Моисеевич Красноборов (к 70-летию со дня рождения) ... 9 154
Василевич В. И., Кирикова Л. А. Виктор Семенович Ипатов (к 70-летию со дня рождения) ... 6 173
Иконников С. С. Кирилл Владимирович Станюкович (1911—1986) (к 90-летию со дня рождения) ... 10 118
Камелин Р. В., Смирнов Ю. С., Ярмишко В. Г. Лев Николаевич Андреев (к 70-летию со дня рождения) ... 12 101
Кондратюк С. Я. К 100-летию со дня рождения Альфреда Николаевича Окснера (1898—1973) ... 10 122
Миловидова И. Б. Александр Дмитриевич Фурсаев (к 100-летию со дня рождения) ... 12 103
Муравник Л. Е. Андрей Евгеньевич Васильев (к 70-летию со дня рождения) ... 7 136

Потери науки

Бобровская Н. И. Памяти Валентины Михайловны Свешниковой (27 февраля 1912—9 января 2000) ... 3 135
Волкова Е. А., Гамалей Ю. В., Потокин А. Ф., Кукуричкин Г. М., Огарь Н. П., Кириллова В. П., Цвелёв Н. Н., Петровский В. В. Памяти Юрия Владимировича Титова (1938—2001) ... 9 162
Камелин Р. В., Бобровская Н. И., Казанцева Т. И., Малышева Г. С. Памяти И. В. Борисовой (1924—2000) ... 7 145
Катенин А. Е. Памяти Бориса Николаевича Норина (16.12.1924—31.08.2000) ... 5 152
Пааль Я. Л., Оя Т. М. Виктор Викторович Мазинг (11 IV 1925—18 III 2001) ... 12 106
Павлов В. Н., Губанов И. А., Алексеев Ю. Е., Уланова Н. Г., Баландин С. А. Памяти Тихона Александровича Работнова (6 VIII—16 IX 2000) ... 7 152

Критика и библиография

Бардунов Л. В. (*Рецензия*). Сборник «Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность». СПб., 2000 ... 5 154
Васильев А. Е. *П. Р. Белл, Э. Р. Хемсли.* Зеленые растения. Их происхождение и разнообразие. Кембридж, 2000 ... 9 170

Гамбарян П. П. Числовая таксономия в диагностических ключах А. В. Свиридова. (А. В. Свиридов. Типы диагностических ключей и их применение. М., 1994) 8 151
Казакова М. В. (*Рецензия*). Флора Средней России: Аннотированная библиография. 1998 . . . . 11 154
Красноборов И. М. Критические заметки по поводу некоторых публикаций в сибирской ботанической литературе 3 137
Кудинов К. А., Розенберг Г. С., Саксонов С. В. *Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова.* Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). 1999 . . . . 1 174
Мельник В. А. *Н. Е. Булыгин, В. Т. Ярмишко.* Дендрология. 2000 . . . . 6 182
Мельник В. И. (*Рецензия*). Красная книга редких и исчезающих видов растений и животных Чешской и Словацкой Республик. 5. Высшие растения. 1999 . . 10 130
Миркин Б. М., Наумова Л. Г. (*Рецензия*). Разнообразие деревьев и динамика западных тихоокеанских и восточных азиатских лесов / Под ред. Т. Накашизуки, Т. Кохиямы, Т. К. Витмора, П. С. Эштона. Специальный выпуск. 1999 8 153
Нахуцришвили Г. Ш. *К. Кёрнер.* Жизнь высокогорных растений. Функциональная экология растений высокогорных экосистем. 1999 . . . . 4 172
Рысин Л. П. *В. М. Урусов, М. Н. Чипизубова.* Растительность Курил. Вопросы динамики и происхождения. (Владивосток. 2000. 302 с.) 12 108
Сергиенко В. Г. (*Рецензия*). Красная книга Архангельской области. Редкие и охраняемые виды растений и животных. 1995 . . . . 8 148
Цвелёв Н. Н. (*Рецензия*). Атлас флоры Европы. Распространение сосудистых растений в Европе. Т. 12. 1999 . . . . 6 181
Юрковская Т. К. *Ю. П. Федотов.* Болота заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского Полесья (флора и растительность). 1999 . . . . 5 155

Хроника

Бондарцева М. А., Лосицкая В. М. Международная конференция, посвященная 100-летию организации исследований по микологии и споровым растениям в России («Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность»: Санкт-Петербург, 24—28 апреля 2000) 5 157
Красильникова О. Н. Ботаническая информация в Интернет: Путеводитель по Ботаническому Петербургу (www. botanyspb.newmail.ru) 7 158
Макарова И. В., Стрельникова Н. И., Генкал С. И., Корнева Л. Г. VII Школа диатомологов СНГ (Борок, 7—10 сентября 1999 г.) 2 128
Распопов И. М., Трифонова И. С. О Пятой Всероссийской конференции по водным растениям «Гидроботаника-2000» (октябрь 2000 г., пос. Борок) 6 185
Сафронова И. Н., Юрковская Т. К. О 43-м симпозиуме Международной ассоциации геоботаников (IAVS) (23—28 июля 2000 г., Нагано, Япония) 4 174
Шарова Е. И. 18-й симпозиум по биологии растений (г. Тэгу, Южная Корея, 25—26 августа 2000 г.) 10 132
Юрцев Б. А., Абрамов Н. В., Кучеров И. Б., Ребристая О. В. II Школа-семинар по сравнительной флористике (11—15 сентября 2000 г., национальный парк «Марий Чодра») 5 162

В Русском ботаническом обществе

Верхолат В. П. Приморское отделение Русского ботанического общества в 1999 году 1 179
Любарский Е. Л. В Татарстанском (Казанском) отделении РБО 6 187
Семихатова О. А., Маслова Т. Г., Чеботарева К. Е. О деятельности Секции экологической физиологии растений РБО в период с сентября 1998 по март 2000 г. 1 177
Указатель новых названий растений (№ : с.) . . . . . 1:182, 2 : 120, 3 : 141, 4 : 178, 5 : 166, 6 :188, 7:160, 8 : 119, 9 : 161, 10 : 136, 11 : 156, 12 : 110
Правила для авторов 2 132
8 156

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2001. VOL. 86. N 12) Page

Nikolaeva M. G. Ecological and physiological aspects of seed dormancy and germination (review of investigations for the last century) 1
Budantsev L. Yu., Ozerov I. A. On the history of the flora formation and evolution in the North-Easterm Asia during Paleogene 15

COMMUNICATIONS 24

Mikhaylova T. A. Development of *Laminaria saccharina* coenopopulations during colonization of clear substrate in the White Sea 24
Dudoreva T. A. Additions to the lichen flora of Murmansk region 32
Volkova L. V. Flower teratism in *Heracleum dissectum* (*Apiaceae*) 38
Ovchinnikova S. V. Palynomorphology of the genus *Craniospermum* (*Boraginaceae*) 44
Sedelnikova T. S., Muratova E. N. Karyological studies of «witches'-broom» type *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) from a bog 50
Shokhina N. K., Rutskikh I. B., Dolgikh A. P. Biology of some polyploid races of *Artemisia dracunculus* (*Asteraceae*) 60

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 73

Doweld A. B. Re-classification and nomenclatural adjustments in the genus *Botryopteris* (*Pteridophyta*) 73
Nikiforova O. D. System of the genus *Myosotis* (*Boraginaceae*) 77
Tscherneva O. V. System of the section *Chaetocarpae* of the genus *Jurinea* (*Asteraceae*) . 86

FLORISTIC FINDINGS 91

Majorov S. R., Reshetnikova N. M. On the record of *Glyceria striata* (*Gramineae*) in Smolensk region 91

PROTECTION OF PLANT WORLD 94

Kostina V. A., Berlina N. G. Outline of the flora of the Lapland State Biosphere Reserve (Murmansk region) 94

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 101

Kamelin R. V., Smirnov Yu. S., Yarmishko V. T. Lev Nikolaevich Andrejev (on the occasion of his 70th birthday) 101
Milovidova I. B. Alexandr Dmitrievich Fursaev (on the occasion of his centenary) 103

OBITUARIES 106

Paal J. L., Oja T. M. Viktor Viktorovich Masing (11 IV 1925—18 III 2001) 106

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 108

Rysin L. P. *V. M. Urusov, M. N. Chipizubova.* Vegetation of Kuril Islands. Problems of dynamics and origin (Vladivostok. 2000. 302 p.) 108
Index of new plant names 110
Author Index to volume 86 (2001) 112

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2001. Т. 86. № 12) Стр.

Николаева М. Г. Эколого-физиологические особенности покоя и прорастания семян (итоги исследований за истекшее столетие) 1

Будаищев Л. Ю., Озеров И. А. К истории формирования и развития флоры на северо-востоке Азии в палеогене 15

СООБЩЕНИЯ 24

Михайлова Т. А. Развитие ценопопуляций *Laminaria saccharina* (*Phaeophyta*) при заселении свободного субстрата в Белом море 24

Дудорева Т. А. Дополнения к флоре лишайников Мурманской области 32

Волкова Л. В. Тераты цветка у *Heracleum dissectum* (*Apiaceae*) 38

Овчинникова С. В. Палиноморфология рода *Craniospermum* (*Boraginaceae*) 44

Седельникова Т. С., Муратова Е. Н. Кариологическое изучение *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) с «ведьминой метлой», растущей на болоте 50

Шохина Н. К., Руцких И. Б., Долгих А. П. Биология полиплоидных рас *Artemisia dracunculus* (*Asteraceae*) 60

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 73

Доуэльд А. Б. Реклассификация и номенклатурные изменения рода *Botryopteris* (*Pteridophyta*) 73

Никифорова О. Д. Система рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) 77

Чернева О. В. Система секции *Chaetocarpae* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) 86

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 91

Майоров С. Р., Решетникова Н. М. О находке *Glyceria striata* (*Gramineae*) в Смоленской области 91

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 94

Костина В. А., Берлина Н. Г. Очерк флоры Лапландского государственного биосферного заповедника (Мурманская область) 94

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 101

Камелин Р. В., Смирнов Ю. С., Ярмишко В. Т. Лев Николаевич Андреев (к 70-летию со дня рождения) 101

Миловидова И. Б. Александр Дмитриевич Фурсаев (к 100-летию со дня рождения) . . 103

ПОТЕРИ НАУКИ 106

Пааль Я. Л., Оя Т. М. Виктор Викторович Мазинг (11 IV 1925—18 III 2001) 106

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 108

Рысин Л. П. *В. М. Урусов, М. Н. Чипизубова.* Растительность Курил. Вопросы динамики и происхождения (Владивосток. 2000. 302 с.) 108

Указатель новых названий растений 110

Авторский указатель тома 86 (2001) 112